ORSAY, SÉRIE A
N° D'ORDRE : 807

N° d'enregistrement
au C.N.R.S. : AO 5918

ARTICLE PRINCIPAL

RECOUVRANT EN PARTIE

LA THÈSE DE DOCTORAT ÈS SCIENCES NATURELLES

PRÉSENTÉE

A L'UNIVERSITÉ DE PARIS-SUD
(CENTRE D'ORSAY)

PAR

Henri ESPAGNAC

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES

Sujet de la thèse : LES AXES POLYMORPHES DE « NEPHROLEPIS BISERRATA ». ANALYSE EXPÉRIMENTALE DU DÉTERMINISME DE LEURS STRUCTURES.

Soutenue le 17 juin 1971 devant la Commission d'examen.

M. NOZERAN ..... *Président.*
M^me^ HUREL-PY .....
MM. CHAMPAGNAT ..... *Examinateurs.*
SAUVAGE .....

PARIS
MASSON & C^ie^, ÉDITEURS
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120
1974

ORSAY, Série A
N° d'ordre : 807

N° d'enregistrement
au C.N.R.S. : AO 5918

ARTICLE PRINCIPAL

RECOUVRANT EN PARTIE

LA THÈSE DE DOCTORAT ÈS SCIENCES NATURELLES

PRÉSENTÉE

A L'UNIVERSITÉ DE PARIS-SUD
(CENTRE D'ORSAY)

PAR

Henri ESPAGNAC

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES

Sujet de la thèse : Les axes polymorphes de « Nephrolepis biserrata ». Analyse expérimentale du déterminisme de leurs structures.

Soutenue le 17 juin 1971 devant la Commission d'examen.

M. NOZERAN ..... *Président.*
M^me^ HUREL-PY .....
MM. CHAMPAGNAT ..... } *Examinateurs.*
SAUVAGE .....

PARIS
MASSON & C^ie^, ÉDITEURS
120, Boulevard Saint-Germain, 120
1974

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Annales des Sciences Naturelles, Botanique, Paris.
12e Série, 1973, Tome *14*, pp. 223-286.

LES AXES POLYMORPHES DE *NEPHROLEPIS BISERRATA*. ANALYSE EXPÉRIMENTALE DU DÉTERMINISME DE LEURS STRUCTURES

Par Henri ESPAGNAC

Laboratoire de Morphologie végétale expérimentale, associé au Centre national de la Recherche scientifique, Université de Paris XI, centre d'Orsay, F 91405 Orsay, et Université des Sciences et Techniques du Languedoc, place Eugène-Bataillon, F 34000 Montpellier.

SOMMAIRE

INTRODUCTION 227

A. — ETUDE MORPHOLOGIQUE DU DÉVELOPPEMENT DE LA PLANTE 228

I. — *Apparition et localisation des ramifications primaires sur la tige feuillée* ... 228

II. — *Structure et développement des stolons primaires* 229

1° Structure anatomique et ontogénie 231

2° Nature, origine et localisation des ramifications du stolon primaire 232

3° Les stolons primaires enterrés 237

4° Développement des ramifications du stolon primaire 238

5° Caractéristiques des formations latérales du stolon primaire 240

a) Les stolons aphylles secondaires à développement immédiat 240

b) Les tiges secondaires feuillées 243

c) Les bourgeons quiescents 244

III. — *Conclusions de l'étude morphologique* 245

Article principal recouvrant en partie la thèse de Doctorat ès Sciences naturelles, présentée à la Faculté des Sciences d'Orsay par Henri ESPAGNAC, pour obtenir le grade de Docteur ès Sciences. Thèse soutenue le 17 juin 1971 devant la Commission d'Examen : MM. R. NOZERAN, *Président;* Mme HUREL-PY, MM. P. CHAMPAGNAT et C. SAUVAGE, *Examinateurs.* N° d'enregistrement au C.N.R.S. : A.O. 5918.

B. — Essai d'analyse expérimentale du déterminisme de ces structures 246

I. — *Le stolon primaire* 246

1° Comportement d'extrémités apicales de stolons aphylles bouturées 247

a) Description de la transformation 247

b) Structure morphologique de la nouvelle tige feuillée 250

c) Influence de quelques facteurs internes 251

Influence de la longueur de la bouture 251

Influence de l'âge de la tige feuillée ayant formé le stolon dont l'extrémité est bouturée 253

Influence de l'âge du stolon dont l'extrémité est bouturée 255

d) Influence de facteurs externes sur la transformation en tiges feuillées d'extrémités de stolons bouturées 256

Influence de la température 256

Influence de la lumière 257

2° Influence de l'axe feuillé sur ses stolons aphylles 259

a) Influence sur les stolons de l'apex caulinaire et de ses jeunes feuilles. 259

b) Influence des feuilles étalées sur les stolons aphylles 259

3° Influence de la vitesse d'élongation 261

4° Conclusions sur l'étude du stolon primaire 262

II. — *Etude du déterminisme de la nature des formations latérales des stolons* .. 264

1° Influence du stolon aphylle primaire sur ses formations latérales 265

a) Influence du stolon primaire sur ses productions endogènes 265

b) Influence du stolon primaire sur ses productions exogènes 265

Influence sur les ramifications latérales encore très jeunes 265

Influence sur les formations latérales déjà engagées dans une voie morphogénétique déterminée 266

Cas des stolons aphylles secondaires à développement immédiat. 266

Cas des tiges secondaires feuillées 267

Cas des bourgeons quiescents 268

2° Comportement des rameaux latéraux sur les boutures 269

3° Influence de la « zone apicale » du méristème bouturé sur ses ramifications latérales 271

4° Influence du stolon aphylle secondaire sur ses propres rameaux latéraux. 273

5° Conclusions sur l'étude des formations latérales des stolons 274

C. — Conclusions générales 277

Bibliographie 284

RÉSUMÉ

L'étude expérimentale réalisée sur des individus de *Nephrolepis biserrata* (Sw.) Schott. nous a permis de mettre en évidence quelques corrélations intervenant dans la morphogenèse de cette espèce.

La tige feuillée maintient les stolons dans un état aphylle accompagné d'une élongation rapide, aussi longtemps qu'ils restent en rapport avec elle. Par contre, isolés et boturés, ceux-ci stoppent tout allongement et se transforment toujours en tiges feuillées.

L'apex du stolon principal exerce une influence sur les rameaux sous-jacents. En particulier il inhibe, plus ou moins complètement, la croissance non seulement des ramifications secondaires qu'il forme, mais encore les rameaux tertiaires émis par celles-ci. L'inhibition de croissance totale s'avère, d'ailleurs, indispensable à la formation des tiges secondaires feuillées. Mais ces dernières, aussitôt engagées dans cette voie morphogénétique, ne sont plus sensibles aux diverses actions en provenance des différentes parties du sporophyte.

Nous avons pu également démontrer, chez cette espèce, l'existence d'une permutabilité entre racine et rameau latéral. Ajoutée à celle déjà reconnue, chez les Filicinées, entre la feuille et le rameau latéral, elle nous a conduit à la notion de « champ morphogénétique pluripotentiel », conçu comme une zone individualisée sur les flancs d'un méristème caulinaire et susceptible d'évoluer en organe de nature différente, suivant les influences perçues en début de développement.

Nous avons pu également constater, grâce à un comportement différents des stolons, suivant qu'ils sont prélevés sur des plantes adultes ou sur de jeunes plantes issues du zygote, une évolution des potentialités de la tige feuillée principale, avec le temps.

Le rôle de quelques facteurs externes sur le polymorphisme des rameaux de cette espèce a été éprouvé. Si la température ne joue qu'un rôle mineur, il n'en est pas de même de la lumière qui détermine une polarité dorsiventrale au niveau des méristèmes des stolons aphylles. Cette action semble d'ailleurs s'exercer par l'intermédiaire de la zone apicale du méristème concerné, puisque sa destruction sur des boutures d'extrémités de stolons provoque la disparition de la polarité initiale. De plus, à la suite d'un tel traumatisme, les boutures donnent naissance à des rameaux feuillés, alors qu'elles produisent des feuilles si elles sont cultivées intactes.

L'importance de la « zone apicale » dans le fonctionnement du méristème est encore appuyée par l'étude histologique, menée conjointement à l'expérimentation. La transformation d'une

extrémité de stolon bouturée en tige feuillée s'accompagne d'une réduction de la taille de son méristème, intervenant avant la reprise d'activité. Tout se passe comme si l'apex ne conservait à l'état méristématique que les cellules qui lui sont indispensables pour reprendre son fonctionnement.

On peut constater enfin que le bouturage du méristème du stolon provoque son rajeunissement. La tige feuillée qu'il forme dans ces conditions, en effet, a une structure superposable à celle du jeune sporophyte issu de l'œuf.

Ces observations et ces résultats expérimentaux sont discutés dans le cadre général de la morphogenèse des végétaux.

SUMMARY

**Polymorphous axes of *Nephrolepis biserrata*.
Experimental analysis of the determinism of their structures.**

The author carried out an experimental study of *Nephrolepis biserrata* (Sw.) Schott. samples demonstrating certain correlations which occur in the morphogenesis of this species.

The stolons are maintained in an aphyllous state by the leafy stalk, as long as they remain in contact with it. On the other hand, as isolated cuttings, the stolons cease all elongation and change into leafy stalks.

The apex of the main stolon influences the subjacent branches. In particular it inhibits more or less totally the growth of not only the secondary branches which it forms, but also that of the tertiary branches. This totally stunted growth moreover proves to be necessary for the formation of secondary leafy stalks. These stalks, once they begin their morphogenetic process, no longer react to the various influences emanating from different regions of the sporophyte.

The author were also able to demonstrate the existence in this species of a permutability between the roots and the lateral branches. In addition to the permutability known to exist between the leaves and lateral branches of the Ferns, this interchangeability led to the conception of a « champ morphogénétique pluripotentiel », seen as an individual zone on the sides of a meristem which is capable of becoming a different organ according to the influences felt during its early stages of growth.

The author also remarked, due to a behaviour change in the stolons according to their origin (from an adult plant or young plants sprung from the zygote), an evolution of the main leafy stalk's potential over a period of time.

The roles of some external factors in the polymorphism of the branches of this species was tested. Temperature plays a minor part, whereas light causes a dorsiventral polarity at the level of the aphyllous stolons' meristems. This action seems to

take place through the intermediary of the apical zone of the meristem involved, since the initial polarity disappears with the destruction of this zone in stolon tip cuttings. Moreover, after such a traumatism the cuttings sprout leafy branches, whereas if cultivated intact, they produce leaves.

The importance of the « apical zone » in the meristem's functioning is again shown by histological examination carried out in conjonction with experimentation. The transformation of a stolon tip cutting into a leafy stalk accompanied by a reduction in height of its meristem.

Finally it is remarked that the propagation of the stolon's meristem by cuttings induces its rejuvenation. The leafy stalk which it forms in these circumstances has a structure which is superimposable on that of the young sporophyte originating in the egg.

These observations and experimental results are being studied in the general context of plant-life morphogenesis.

LES AXES POLYMORPHES DE *NEPHROLEPIS BISERRATA*. ANALYSE EXPÉRIMENTALE DU DÉTERMINISME DE LEURS STRUCTURES

Parmi les Phanérogames, de nombreuses espèces sont caractérisées par un polymorphisme caulinaire plus ou moins marqué. Des études sur le déterminisme de telles structures ont permis de mettre en évidence, tant en ce qui concerne l'appareil végétatif aérien que le système radical, des interactions entre les différentes parties d'un individu donné, qui, s'ajoutant à l'action plus ou moins importante de facteurs externes, modèlent le végétal en question.

Les Cryptogames vasculaires, et plus particulièrement les Filicinées dont l'appareil végétatif est constitué par un système caulinaire polymorphe, sont beaucoup plus rares. Quelques exemples sont cités dans la littérature : *Pteridium aquilinum* (Webster et Steeves, 1958; Gottlieb, 1958, 1961, 1965; Espagnac, 1960), *Cyathea manniana* (Halle, 1965), mais il ne s'agit jamais d'un dimorphisme aussi net que celui que l'on observe chez certaines espèces du genre *Nephrolepis*. En effet, les rameaux courts de *Pteridium* se transforment en rameaux longs, sans aucune intervention, après un certain temps de développement; les stolons de *Cyathea* retournent à l'état de tige feuillée dressée après un temps de croissance. Au contraire, les stolons des *Nephrolepis* sont susceptibles de rester dans cet état indéfiniment, semble-t-il, sauf peut-être chez l'espèce *Nephrolepis undulata* (AFZ. et SW) J. Sm.

Nous nous sommes attaché à l'étude du déterminisme de la structure morphologique des *Nephrolepis* en utilisant plus particulièrement *N. biserrata* (Sw.) Schott. Cette espèce, dont nous avons pu examiner un grand nombre d'échantillons dans un de leur pays d'origine au cours d'un séjour en Côte-d'Ivoire (juillet-août-septembre 1965), se prête bien à des cultures en serres.

Nous décrirons d'abord le développement de la plante dans les conditions naturelles. A cette occasion, nous utiliserons et compléterons des observations ayant servi de thème à des publications antérieures (Espagnac, 1963, 1965, 1969).

Dans une deuxième partie, nous aborderons l'étude expérimentale de problèmes posés par sa morphogenèse.

A. — ÉTUDE MORPHOLOGIQUE DU DÉVELOPPEMENT DE LA PLANTE

I. — *Apparition et localisation des ramifications primaires sur la tige feuillée.*

La tige feuillée, issue du développement du zygote, ne forme ses premiers rameaux latéraux, qu'après avoir étalé, pendant la première phase de son développement (Espagnac, 1969), 7 à 8 feuilles, associées à une racine développée à la base de leur face abaxiale. A ce stade, deuxième phase du développement, chacun d'eux s'insère en arrière d'une fronde, c'est-à-dire en un lieu qui, pour les feuilles précédentes, était occupé par une racine. Désormais, d'ailleurs, les racines ne se formeront *plus* sur la tige feuillée, mais *uniquement* sur ces rameaux latéraux. Enfin, le sporophyte poursuivant sa croissance, les ramifications apparaissent en nombre beaucoup plus important et, de ce fait, ne se forment plus forcément en arrière des feuilles (fig. 1, *S*).

Ontogéniquement, nous l'avons déjà signalé (Espagnac, 1969), ces ramifications prennent naissance à partir d'une apicale secondaire, individualisée sur les flancs du méristème de l'axe feuillé principal, en dehors des zones d'initiation foliaire. On peut donc considérer que le méristème terminal de la tige individualise sur ses flancs des zones, que nous appellerons « champs morphogénétiques », qui, par leur activité propre, peuvent évoluer en rameaux latéraux. Ces « champs morphogénétiques » sont, à ce stade de développement de la plante au moins, distincts de ceux qui engendrent les feuilles (fig. 2). Il s'agit là d'une situation comparable à celle mise en évidence chez *Dryopteris aristata* (Wardlaw, 1943 *b*) ou chez *Dicranopteris linearis* (Espagnac et Luck, 1970).

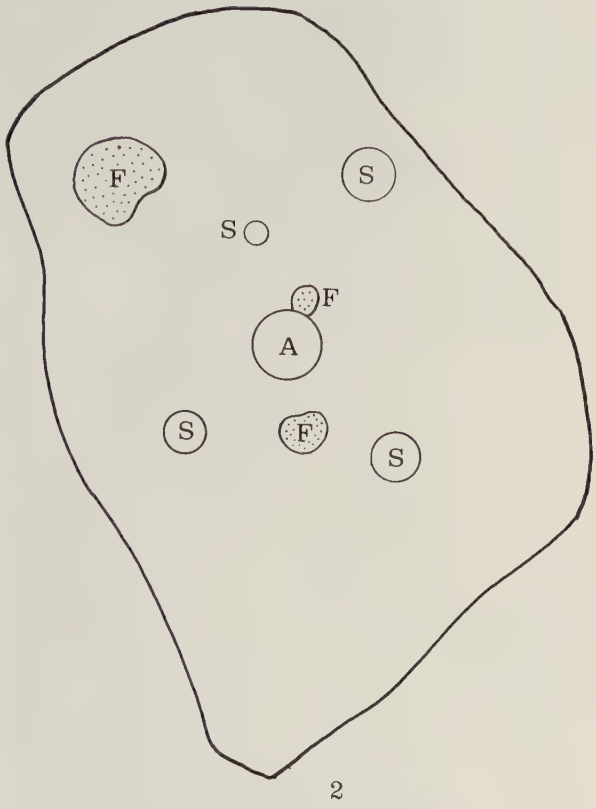


Fig. 1. — Vieille tige de *Nephrolepis biserrata* montrant de très nombreux stolons insérés parmi les feuilles. *F*, petioles; *S*, stolons.

Fig. 2. — Schéma de coupe transversale dans l'apex d'une tige feuillée. *A*, apex; *F*, trace foliaire; *S*, trace de stolon.

II. — *Structure et développement des stolons primaires.*

Le développement des ramifications de la tige principale feuillée suit immédiatement leur formation, sans aucun temps de latence. Ce sont des axes de section cylindrique (2 mm de diamètre en moyenne), qui poussent horizontalement et, dans la majorité des cas, à la surface du substrat. Quelques-uns, dont il sera d'ailleurs question plus loin, s'enfouissent et poursuivent leur croissance en position souterraine.

La vitesse d'élongation des ramifications aériennes, relativement lente au début de leur développement (3 à 4 mm/jour), s'accélère bientôt (alors qu'elles mesurent en moyenne 2 cm), et passe à des valeurs très importantes pouvant aller jusqu'à 20 mm/jour.

Fig. 3. — Pied feuillé de *Nephrolepis biserrata*, cultivé en serre. *T*, tige feuillée; *P*, petioles; *S*, stolons aphylles. (× 2/3.)

Ces rameaux latéraux (fig. 3, *S*) stolons, très différents de la tige feuillée qui les forme, sont connus chez tous les *Nephrolepis*. Dans les conditions naturelles de développement, ils sont toujours dépourvus de feuilles. Les écailles qu'ils portent, facilement caduques et formant un bouquet très dense protégeant le point végétatif, ne sont que des formations épidermiques banales, semblables, en tout point, à celles qui recouvrent l'apex de l'axe feuillé principal. Ces stolons peuvent atteindre des longueurs considérables sans pour cela que leurs caractéristiques morphologiques soient modifiées. C'est ainsi que, dans les serres du laboratoire de Montpellier, nous avons pu observer de tels axes qui mesuraient jusqu'à 4 mètres de long et qui étaient toujours aphylles.

1° Structure anatomique et ontogénique.

La vascularisation de ces axes, d'un type archaïque, est une protostèle, le plus souvent tétrarche, à pôles externes. Le métaxylème, occupant le centre de la stèle, ne termine sa différenciation que tardivement (à plusieurs centimètres de l'apex).

L'édification de ces stolons primaires résulte, bien entendu, de l'activité d'un méristème terminal caractérisé, comme tous les méristèmes de Filicinées leptosporangiées, par la présence à son sommet d'une initiale apicale (fig. 4, *Ca*). De part et d'autre de cette apicale, se trouvent de grandes cellules issues de ses cloisonnements. L'apicale et les cellules voisines con-

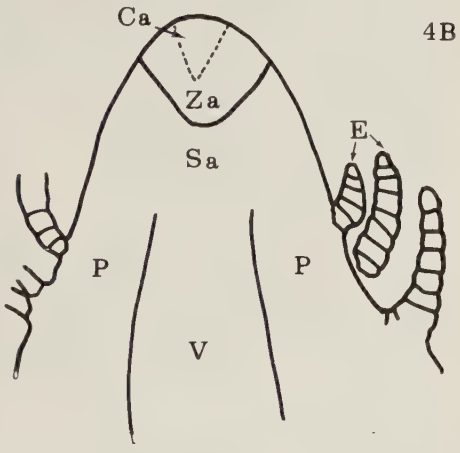


Fig. 4. — Méristème terminal d'un stolon aphylle.

A. Coupe longitudinale (× 100).

B. Interprétation schématique. *Ca,* initiale apicale; *E,* écailles; *Za,* zone apicale; *Sa,* zone sous-apicale; *P,* parenchyme cortical; *V,* tissu provasculaire.

tiennent un cytoplasme fortement vacuolisé et un noyau de dimensions modestes par rapport à leur taille. Au-dessous de cette « zone apicale » se trouve un massif important constitué par des cellules de taille beaucoup plus faible, sensiblement isodiamétriques, à cytoplasme dense et dans lesquelles le noyau occupe une large place. Ce tissu, à caractères fortement méristématiques, constitue ce que nous appellerons « la zone sous-apicale » (en n'accordant à cette expression qu'une valeur descriptive) et se trouve à l'origine de tous les tissus sous-jacents du stolon (fig. 4, *Sa*).

On retrouve donc au sommet de ce méristème des cellules cytologique-

ment plus différenciées que celles de la zone sous-jacente, comme cela a déjà été mis en évidence, tant chez des Angiospermes que chez des Ptéridophytes (Buvat, 1952; Michaux, 1968).

Quoi qu'il en soit et sans vouloir, du moins pour l'instant, envisager plus en détail le fonctionnement d'un tel méristème, on peut noter que l'on retrouve, à l'apex du stolon de *Nephrolepis biserrata*, une organisation superposable à celle observée et décrite chez les axes de *Dicranopteris dichotoma* (Soma, 1966), autre Filicinée protostélique.

L'ensemble du méristème de ces stolons est légèrement recourbé vers le haut, comme chez la plupart des Fougères dont les tiges sont des axes rampants. Il est protégé par un bouquet très dense d'écailles provenant, comme on l'a dit plus haut du développement de cellules épidermiques; mais la partie terminale (apicale et cellules voisines) en est totalement dépourvue (fig. 4). Si ces stolons ne portent jamais de feuilles, ils produisent par contre des ramifications latérales.

5

Fig. 5. — Schéma d'un stolon aphylle vu par sa face inférieure et montrant l'insertion des formations latérales. (flèches : racines; ronds : rameaux secondaires).

2° Nature, origine et localisation des ramifications du stolon primaire.

D'une façon générale, les formations latérales, portées par les stolons aphylles primaires, sont de deux types : d'une part des racines, d'origine endogène, d'autre part des rameaux d'origine exogène.

Les racines s'insèrent, de façon alterne, le long de deux génératrices rectilignes, situées chacune sur un côté de la face inférieure du stolon (fig. 5), et correspondant à une ligne de pôles de la protostèle. Ontogéniquement la première manifestation observable de leur formation consiste en des recloisonnements anticlines se produisant dans une assise profonde de la « zone sous-apicale », à une centaine de microns de l'initiale du stolon. Ainsi se forment quelques cellules allongées dans le sens radial (fig. 6, *A* et *B*), et qui sont la première indication de la naissance d'un « champ morphogénétique » dans le flanc du méristème principal. L'allongement de ces cellules dans

le sens radial provoque une très légère saillie à la surface du méristème principal. A un stade ultérieur, entre ces cellules allongées radialement et l'assise superficielle du méristème du stolon, se forme vraisemblablement par une division oblique l'initiale apicale caractéristique de tout méristème radical (fig. 7, *A* et *B*). A partir de là, le développement de la racine se poursuit selon le processus habituel.

Les rameaux latéraux, que nous qualifierons de secondaires dans cet exposé, naissent aussi sur le flanc du méristème principal.

De nombreuses observations permettent de constater que les tout premiers stades ontogéniques sont semblables à ceux décrits lors de la naissance d'une racine. Ce n'est qu'au moment où l'initiale apicale du rameau latéral se forme, qu'une différence très nette s'installe. Ici, en effet, elle s'individualise dans une cellule superficielle, épidermique, du « champ morphogénétique » (fig. 8, *I*). Désormais, centré sur cette nouvelle initiale, un autre méristème s'organise, semblable à celui du stolon principal.

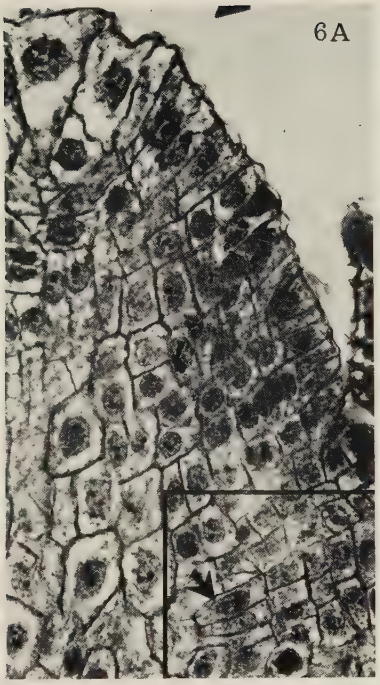
Ces rameaux secondaires, insérés eux aussi en ordre alterne le long des deux génératrices de la face inférieure du stolon, sont, dans l'immense majorité des cas, séparés par un certain nombre de racines (fig. 5). Tout se passe d'ailleurs comme si chacun d'eux occupait la place de l'une de ces dernières. Quelques indications, sur la distribution spatiale des racines et des bourgeons, en portent témoignage.

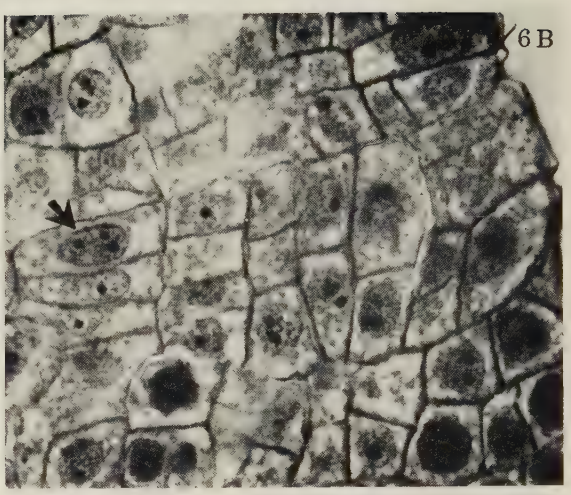
En effet, nous avons pu montrer que, le long d'un stolon aphylle poussant en serre tropicalisée (jardin botanique de Montpellier), c'est-à-dire en conditions écologiques relativement stables, la distance séparant deux racines consécutives est à peu près constante. Il est aisé de constater (tableau I) que cette distance n'est pas significativement différente (1), de celle qui sépare une racine et un rameau secondaire.

Tableau I. — Tableau donnant, pour 5 stolons aphylles différents, la valeur moyenne de l'écartement entre 2 racines consécutives, d'une part, et entre une racine et un rameau consécutifs, d'autre part.

		Stolon 1	Stolon 2	Stolon 3	Stolon 4	Stolon 5
Distance moyenne (mm) entre 2 racines consécutives.	Nombre de mesures.	13	36	29	17	36
	Moyenne.	18,15	20,30	18,55	20,11	17,88
Distance moyenne (mm) entre 1 racine et 1 rameau consécutifs.	Nombre de mesures.	32	29	22	28	32
	Moyenne.	18,75	21,58	20,95	19,21	17,50

(1) Le test « t » appliqué à ces mesures donne toujours des valeurs très largement inférieures à 2 (ex. : t = 0.587; t = 0.225; t = 0.249).





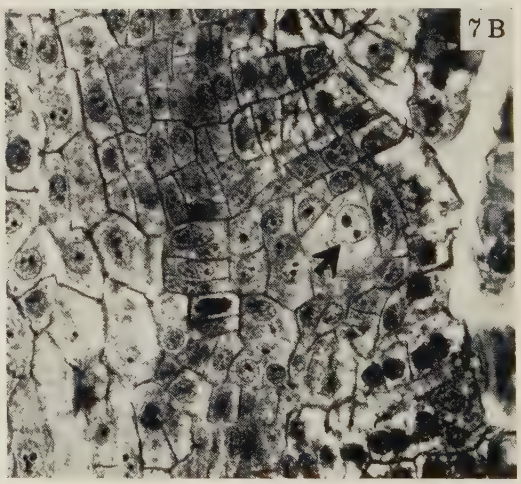


Fig. 6 et 7.

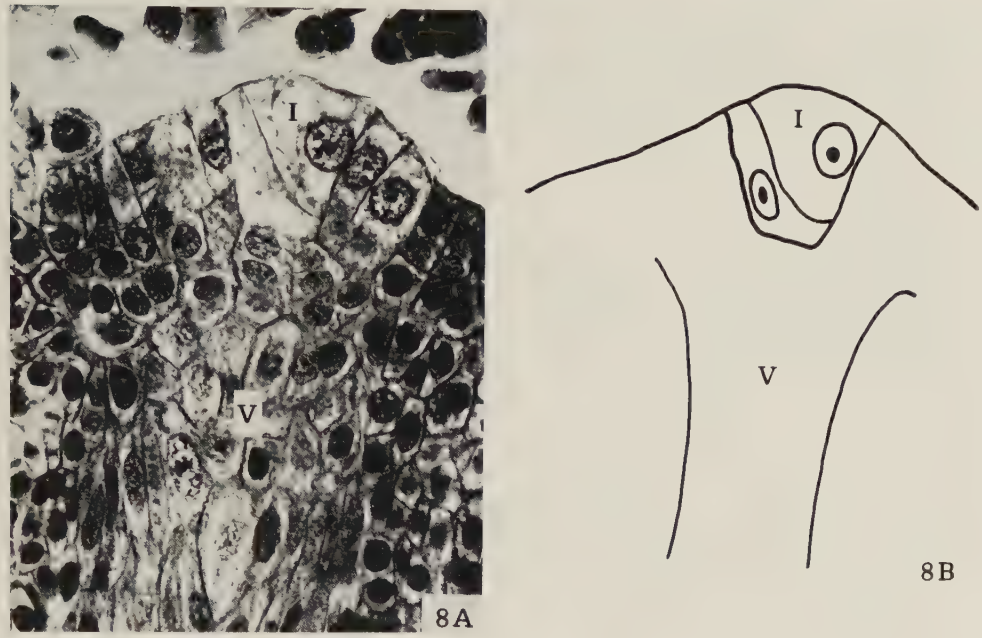


FIG. 8. — Formation de l'initiale d'un rameau secondaire.
A. Microphotographie (× 300).
B. Représentation schématique. *I*, initiale apicale superficielle; *V*, tissu provasculaire.

Les différences observées peuvent donc être imputées au hasard de l'échantillonnage.

Si l'alternance régulière des rameaux secondaires, le long des deux génératrices, est le plus souvent respectée (tableau II), il arrive toutefois que l'on observe des exceptions. Plusieurs rameaux consécutifs sont alors insérés sur la même génératrice : le tableau II donne la fréquence de ces exceptions.

Le plus généralement, un certain nombre de racines se forme le long des deux génératrices, entre deux rameaux secondaires. La figure 9 montre à l'évidence que si les deux rameaux considérés sont alternes, ce nombre de

---

FIG. 6. — Formation d'une racine. Premiers recloisonnements anticlines profonds (flèches noires).
A. Vue d'ensemble (× 300).
B. Correspond à la partie encadrée de *A* (× 500).

FIG. 7. — Formation d'une racine. Apparition de l'initiale apicale (flèches noires).
A. Vue d'ensemble (× 100).
B. Correspond à la partie encadrée de *A* (× 300).

TABLEAU II. — POURCENTAGE DES CAS DANS LESQUELS LES RAMEAUX SECONDAIRES DE STOLONS APHYLLES ALTERNENT, ET DES CAS DANS LESQUELS PLUSIEURS RAMEAUX CONSÉCUTIFS SONT INSÉRÉS SUR LA MÊME GÉNÉRATRICE.

	NOMBRE DE CAS OBSERVÉS	POURCENTAGE
Rameaux alternes	353	84 %
2 rameaux consécutifs sur même génératrice	37	12 %
3 rameaux consécutifs sur même génératrice	8	2,6 %
4 rameaux consécutifs sur même génératrice	2	0,6 %
Total	300	

racines est pair (2 ou 4), dans l'immense majorité des cas. Par contre, il est le plus souvent impair (3 ou 5), si l'on s'adresse à deux rameaux consécutifs placés sur une même génératrice.

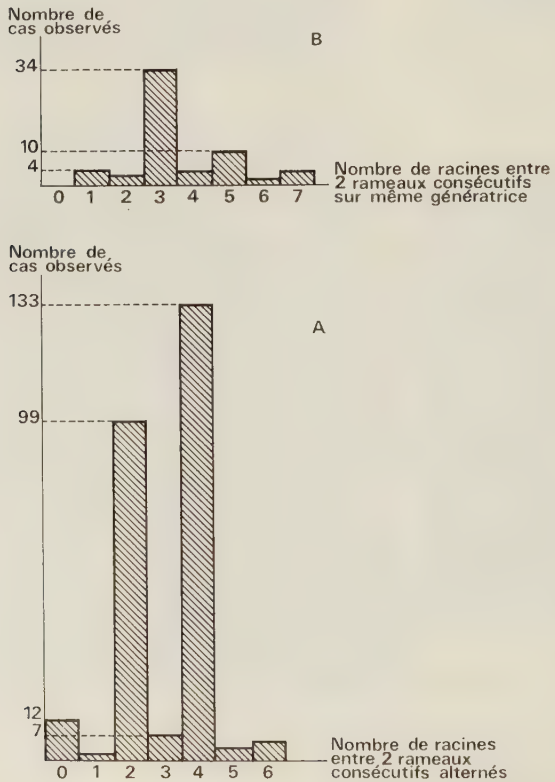


FIG. 9.

Variations du nombre de racines séparant 2 rameaux secondaires consécutifs alternes : *A;* ou 2 rameaux consécutifs sur la même génératrice : *B.*

L'organisation morphologique des stolons primaires aphylles conduit donc à quelques remarques :

— la naissance des racines le long des génératrices se produit suivant un rythme déterminé, ce qui explique leur insertion en des points régulièrement espacés. Il s'agit là, selon toute vraisemblance, d'un phénomène comparable à celui qui provoque la formation des feuilles en des emplacements déterminés, régulièrement espacés, sur les flancs d'un méristème de tige feuillée;

— l'évolution des « champs morphogénétiques », soit en racines soit en rameaux secondaires, n'est pas sans rappeler les résultats expérimentaux obtenus par M^me^ M. Champagnat et ses collaborateurs (1967); nous reviendrons plus loin sur ce point. Quoi qu'il en soit, la situation profonde de l'initiale apicale de la racine, par rapport à celle superficielle de l'initiale apicale du rameau, pourrait faire penser que l'on se trouve en présence de deux types de « champs morphogénétiques ». L'un, interne, engendrerait la racine; l'autre, individualisé en surface, produirait le rameau latéral.

Mais il nous paraît plus logique, du fait que nous n'ayons jamais pu distinguer ces deux types d'organes avant l'individualisation de leur initiale apicale, d'admettre qu'il ne se forme, sur les flancs du méristème du stolon aphylle, qu'un seul « champ morphogénétique » qui intéresserait toute une zone de cellules, depuis l'assise superficielle jusqu'à la sixième ou la septième assise en profondeur :

— l'évolution ultérieure de ces « champs morphogénétiques » en racine ou en rameau, suivant une cadence déterminée, serait le résultat d'interactions à courte distance entre certaines parties du méristème du stolon. Ce phénomène mérite, sans aucun doute, d'être rapproché de celui mis en évidence chez une autre Filicinée : *Dicranopteris linearis* (Burm). Und. (Espagnac et Luck, 1970), même si l'alternance feuille-rameau secondaire, observée chez cette dernière le long de la génératrice unique, cède la place chez *Nephrolepis biserrata* à une alternance entre racines et rameaux secondaires se produisant le long de deux génératrices.

De plus, il ne nous semble pas inutile de rappeler que ce remplacement d'un organe de nature endogène, la racine, par un organe exogène, le stolon, a déjà été observé chez *Nephrolepis biserrata,* lors du passage de la première à la deuxième phase du développement de la jeune tige feuillée (Espagnac, 1969). En effet, on l'a déjà dit, si les toutes premières feuilles de cette dernière sont associées à une racine insérée à la base de leur face abaxiale, les feuilles suivantes portent un stolon à cet emplacement.

Nous verrons plus loin ce que l'on peut penser d'une telle permutabilité.

3° Les stolons primaires enterrés.

Cette condition, très exceptionnelle dans la nature, nous l'avons déjà dit, est régulièrement réalisée dans nos cultures en serres, lors de la mise en pots de nouveaux individus. En effet, pour obtenir une reprise correcte, il

faut enfouir dans le sol un certain nombre de stolons qui permettront l'enracinement du pied considéré, la tige feuillée étant, à l'état adulte, nous l'avons déjà signalé (Espagnac, 1969), incapable de former des racines. L'examen de tels stolons, après plusieurs mois de développement, révèle quelques différences avec ceux qui poussent en surface.

Leur vitesse d'élongation, tout d'abord, est beaucoup plus faible, de l'ordre de 3 à 4 mm/jour.

De plus, les génératrices organogènes, le long desquelles apparaissent les racines et les rameaux, ne sont plus au nombre de deux, mais de quatre. Les deux génératrices supplémentaires apparaissent à la face supérieure. Il faut noter que si un tel stolon est ramené à la surface, il reprend très rapidement les caractéristiques décrites précédemment.

4° Développement des ramifications du stolon primaire.

Dans la suite de cet exposé, nous nous intéresserons essentiellement aux stolons primaires poussant à la surface du substrat, cas de très loin le plus fréquent, nous réservant de signaler, si besoin est, les variations possibles pour des stolons poussant en conditions particulières.

Nous savons déjà qu'à l'apex des stolons primaires deux types de méristèmes latéraux peuvent prendre naissance. L'un, organisé à partir d'une initiale profonde, se développe régulièrement en une racine. L'autre, fruit du fonctionnement d'une initiale épidermique, acquiert rapidement une structure superposable à celle du méristème terminal du stolon primaire, sur le flanc duquel il s'est individualisé. C'est donc un méristème de type stolon aphylle qui s'organise régulièrement dans ce cas là (fig. 10). Cependant, malgré cette identité de structure dans les premiers stades, ces méristèmes caulinaires latéraux peuvent engendrer différents types d'axes.

Bien que nous l'ayons déjà signalé antérieurement (Espagnac, 1969),

Tableau III. — Nombres et pourcentages des différents types de rameaux latéraux (stolons aphylles, tiges feuillées, bourgeons quiescents) observés sur 10 stolons aphylles primaires différents.

	Stolons aphylles	Tiges feuillées	Bourgeons quiescents	Total ramifications
Stolon 1	22 (73 %)	6 (20 %)	2 (6,6 %)	30
Stolon 2	14 (70 %)	4 (20 %)	2 (10 %)	20
Stolon 3	11 (65 %)	4 (23,5 %)	2 (11,7 %)	17
Stolon 4	18 (72 %)	4 (16 %)	3 (12 %)	25
Stolon 5	22 (68,7 %)	7 (21,8 %)	3 (9,3 %)	32
Stolon 6	24 (68,5 %)	7 (20 %)	4 (11,4 %)	35
Stolon 7	26 (68,4 %)	7 (18,4 %)	5 (13,1 %)	38
Stolon 8	19 (70,3 %)	5 (18,5 %)	3 (11,1 %)	27
Stolon 9	24 (70,5 %)	6 (17,6 %)	4 (11,7 %)	34
Stolon 10	27 (69,2 %)	7 (17,9 %)	5 (12, 8 %)	39

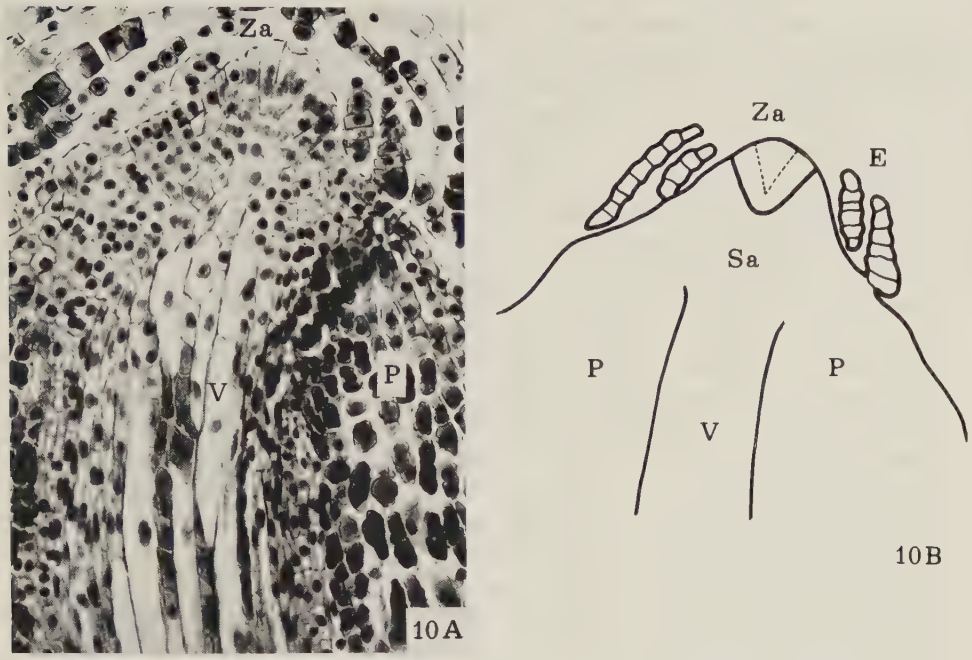


Fig. 10. — Méristème terminal d'un jeune stolon secondaire. Coupe longitudinale.
A. Microphotographie (× 100).
B. Représentation schématique. *Za*, zone apicale; *Sa*, zone sous-apicale; *V*, tissu provasculaire; *P*, parenchyme cortical; *E*, écailles.

il ne nous paraît pas inutile de revenir sur ce point en indiquant, pour quelques stolons aphylles primaires, les nombres de ces différents types de rameaux latéraux qui ont pu être observés (tableau III).

Ce tableau III montre que parmi ces rameaux latéraux :

— 70 % environ se développent immédiatement en stolons aphylles secondaires;

— 20 % environ évoluent en tige feuillée rapidement comparable à la tige feuillée initiale;

— 10 % environ, enfin, restent à l'état de bourgeons quiescents, mesurant entre 0,5 et 2 mm.

Nous reviendrons plus loin sur les caractéristiques de chacun de ces trois types de rameaux. Toutefois, on peut dès maintenant signaler qu'en ce qui concerne leur répartition le long du stolon primaire, aucune règle n'a pu être mise en évidence. Il semble seulement que les bourgeons quiescents soient plus fréquents sur la partie proximale du stolon.

Il faut, en outre, indiquer que les pourcentages donnés ci-dessus sont valables pour la période de développement qui s'étend du début du mois de mars à la moitié du mois d'octobre pour les *Nephrolepis biserrata*

cultivés en serres à Montpellier. En effet, au cours de cette période, la croissance des pieds feuillés est très importante, surtout si l'on maintient une humidité élevée (75 à 85 %). Chaque pied étale, en moyenne, une nouvelle feuille toutes les trois semaines, soit au total une dizaine de feuilles pour la période considérée. Les stolons primaires qui apparaissent avec une cadence un peu plus rapide, à raison d'un tous les 10 jours en moyenne, s'allongent très rapidement (20 mm/jour).

Durant le reste de l'année, c'est-à-dire de la mi-octobre à la fin du mois de février, un ralentissement très important de l'activité des pieds feuillés se manifeste. La plupart des individus n'étalent pendant ces quatre mois et demi qu'une feuille ou deux au maximum. Certains même n'en étalent aucune et passent cette période à l'état de repos. Il est vrai que les conditions de culture se sont quelque peu modifiées : la température est nettement plus constante (23 à 25°), par disparition du pic journalier (jusqu'à 45° au milieu du jour), qui marquait la période précédente, et, ce qui paraît le facteur le plus important, la durée du jour baisse considérablement. Quoi qu'il en soit, les stolons aphylles primaires continuent de s'allonger, mais avec une vitesse beaucoup plus faible (10 mm/jour en moyenne). Leurs ramifications, insérées conformément à ce que nous avons dit plus haut, évoluent alors soit en stolons aphylles secondaires à développement immédiat (entre 75 et 80 %), soit en bourgeons quiescents (entre 20 et 25 %).

On remarque donc que, pendant la période au cours de laquelle l'activité de croissance générale diminue, aucune ramification secondaire feuillée ne se développe le long du stolon primaire.

5° Caractéristiques des formations latérales du stolon primaire.

Ces formations latérales sont soit des racines, soit des rameaux. S'il ne nous paraît pas utile de revenir sur les premières, du moins pour l'instant, les secondes demandent quelques précisions. On sait déjà que, bien que le méristème qui les engendre soit toujours mis en place de la même manière et présente, dans les tout premiers stades, une organisation identique, ils peuvent évoluer dans trois voies différentes : stolons aphylles secondaires à développement immédiat, tiges secondaires feuillées, bourgeons quiescents.

Nous allons passer en revue ces trois types de rameaux en décrivant leurs caractéristiques essentielles.

*a) **Les stolons aphylles secondaires à développement immédiat.*** — Leur originalité est marquée par la vitesse d'élongation qui, dans les conditions naturelles, encore que bien inférieure à celle du stolon primaire qui les porte, est, en moyenne, de l'ordre de 5 mm/jour. Cette vitesse d'élongation devient perceptible lorsque le jeune rameau se trouve environ à une dizaine de centimètres du sommet du stolon principal en croissance. C'est donc à partir de ce moment-là seulement que l'on peut identifier un stolon secondaire à développement immédiat.

Leur méristème terminal conserve, durant toute leur existence, l'organisation acquise dès les premiers stades de fonctionnement, c'est-à-dire une organisation superposable à celle du méristème terminal du stolon primaire.

Les formations latérales caulinaires qui n'entrent pas en élongation active lorsqu'elles se trouvent, par suite de phénomènes d'élongation, à une dizaine de centimètres du sommet du stolon qui les porte, n'évolueront jamais spontanément en stolons aphylles secondaires à développement immédiat.

Les organes latéraux (racines et ramifications) de ces stolons secondaires sont distribués de la même manière que ceux portés par le stolon principal, c'est-à-dire le long de deux génératrices si le développement se fait à la surface, et le long de quatre génératrices, si le stolon pousse enfoui dans le substrat, ce qui, en raison de leur mode d'émission à la surface inférieure du stolon primaire, se produit plus fréquemment que pour ce dernier.

Toutefois, ces stolons secondaires à développement immédiat se distinguent des stolons primaires par trois caractères essentiels, au moins pendant une partie importante de leur développement :

— Leur vitesse d'élongation, nous l'avons déjà dit par ailleurs, est nettement plus réduite (5 mm au lieu de 20 mm/jour).

— Les ramifications formées au cours de la première phase de leur croissance n'évoluent que très exceptionnellement, dans les conditions naturelles, en stolons aphylles à développement immédiat, et ne donnent généralement que des bourgeons quiescents ou des tiges feuillées.

— Ces dernières, enfin, sont plus fréquentes (entre 48 et 54 % de l'ensemble des ramifications) que sur les stolons primaires (entre 16 et 23,5 %).

Mais ces différences ont tendance à s'estomper par la suite. En effet, à cause de l'élongation rapide du stolon qui les porte, les stolons secondaires à développement immédiat se trouvent de plus en plus éloignés du méristème terminal du stolon primaire. Leur propre vitesse d'élongation s'accélère jusqu'à atteindre 20 mm/jour, lorsqu'ils se trouvent distants de deux mètres environ de l'apex principal. On constate alors qu'ils donnent eux-mêmes naissance à des rameaux latéraux à développement immédiat et qu'ils forment moins de tiges feuillées qu'au début de leur croissance.

Au cours de leur développement, les stolons aphylles secondaires à développement immédiat passent donc par deux phases.

Pendant la première, ils ont une vitesse d'élongation de l'ordre de 5 mm/jour, bien inférieure à celle des stolons primaires, certainement par suite de la dominance apicale de ces derniers. Nous tenterons de le vérifier dans la suite de cet exposé. De plus, ils produisent certains types de rameaux latéraux.

Pendant la seconde, au contraire, ils acquièrent très rapidement un

fonctionnement et une organisation identiques à ceux d'un stolon primaire, ce qui semblerait indiquer qu'ils se sont affranchis de toute dominance apicale.

b) ***Les tiges secondaires feuillées.*** — Parmi les ébauches de ramifications qui n'ont pas poussé en stolons aphylles secondaires à développement immédiat, certaines évoluent plus ou moins rapidement en tiges secondaires feuillées. Les unes, en effet, commencent leur développement aussitôt après leur formation, alors que les autres n'étaleront leur première feuille qu'après être restées quelque temps à l'état de bourgeons quiescents.

Dans tous les cas, après avoir formé trois ou quatre racines et deux

Fig. 11. — Coupe longitudinale dans l'apex d'une jeune tige secondaire feuillée. (Pour faciliter la comparaison avec le méristème de stolon aphylle on a choisi une coupe ne passant par aucune feuille.)

A. Microphotographie (× 100).

B. Interprétation schématique. *Ca,* apicale; *Za,* zone apicale; *Sa,* zone sous-apicale; *Mm,* méristème médullaire; *P,* parenchyme cortical; *V,* tissu provasculaire.

ou trois rameaux latéraux (donc des rameaux de troisième ordre), le méristème de la « tige feuillée » détache une première feuille sur sa face inférieure. Sa structure se modifie alors légèrement : il s'élargit et s'aplatit sensiblement. Sa zonation reste à peu près identique à ce qu'elle était au départ; toutefois, la vascularisation de la tige n'étant plus protostélique (Espagnac, 1969), à partir de ce niveau, le massif méristématique sous-apical engendre dans l'axe de l'organe un parenchyme, de telle sorte qu'apparaît dans le point végétatif ce que l'on pourrait appeler un méristème médullaire (fig. 11).

Désormais, il va continuer à former régulièrement des feuilles et des rameaux latéraux mais ne formera plus, par contre, de racines, reproduisant ainsi ce qui se passe sur la tige feuillée principale (issue du zygote). L'analogie de fonctionnement entre ces deux tiges feuillées ne s'arrête d'ailleurs pas là : tous les rameaux latéraux, aussi bien ceux qui se trouvent

au-dessous du point d'insertion de la première feuille, que ceux qui se trouvent au-dessus, se développent, dès leur formation, en stolons aphylles.

Le plus souvent de tels rameaux continuent leur développement de cette manière, indéfiniment semble-t-il. Cependant, fréquemment chez la jeune plante cultivée *in vitro*, beaucoup plus rarement chez l'adulte cultivée en serre, des ramifications latérales de stolon primaire, après avoir formé de une à trois feuilles, pouvant être séparées par des entre-nœuds plus ou

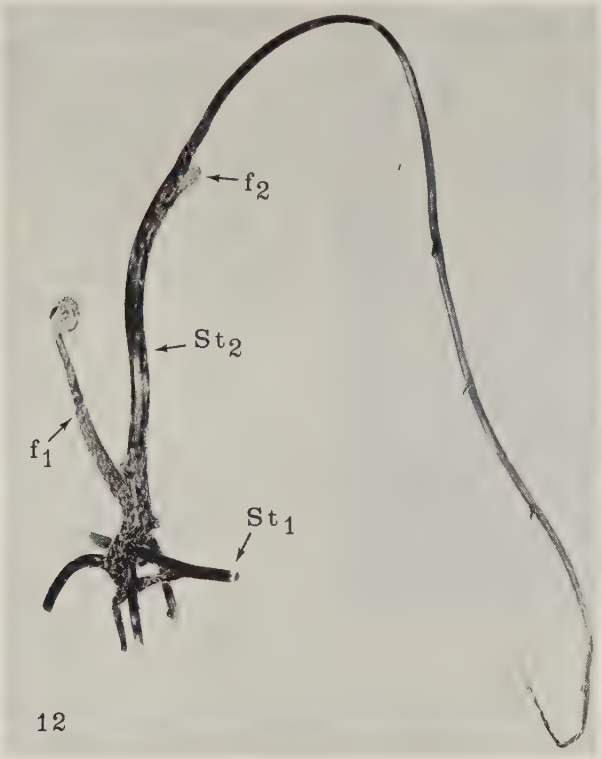


Fig. 12. — Rameau secondaire feuillé revenu à l'état aphylle.
f_1, f_2, feuilles; St_1, stolon principal; St_2, rameau secondaire. (× 1/2.)

moins longs, évoluent en stolons aphylles typiques. Ces derniers sont alors organisés normalement à ceci près qu'ils portent des feuilles à leur base (fig. 12). Ainsi se constitue un type de rameau intermédiaire entre la tige feuillée et le stolon.

Il paraît alors intéressant de faire un rapprochement avec un phénomène observé, beaucoup plus fréquemment, chez *Pteridium aquilinum*. Chez cette fougère, l'appareil végétatif du sporophyte adulte est constitué par un rhizome principal (rhizome long) rampant, aphylle, et à élongation

rapide, portant, le long de deux génératrices latérales, des rameaux secondaires feuillés, et qui poussent lentement (rhizomes courts). Lorsque certaines conditions sont réalisées, les rhizomes courts tendent à acquérir les caractéristiques et le fonctionnement du rhizome long principal. Ce phénomène est responsable de l'existence de rhizomes dits « intermédiaires » (Webster et Steeves, 1958), feuillés le long d'une partie proximale plus ou moins importante, rigoureusement aphylles au-delà.

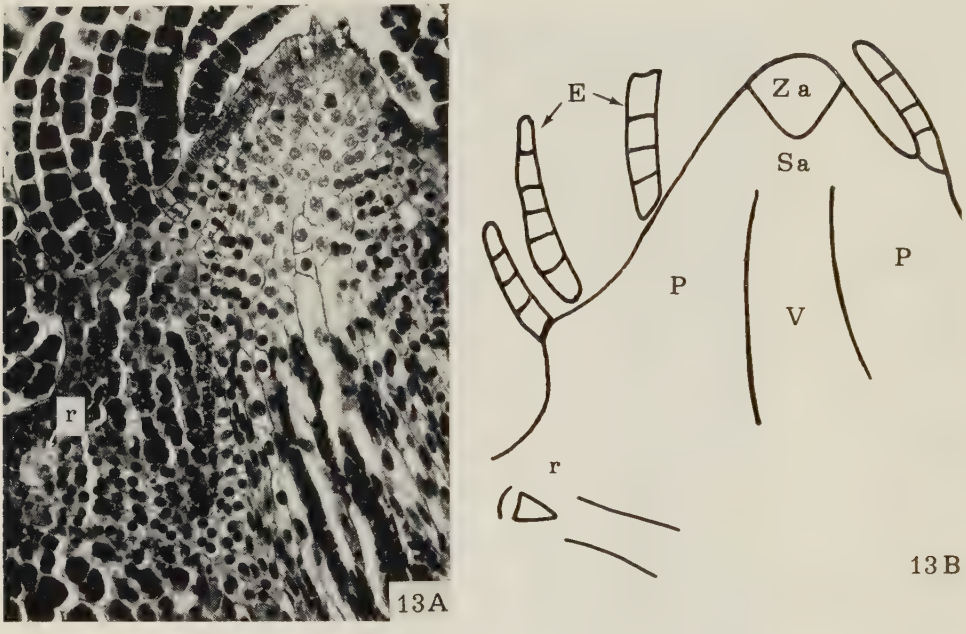


Fig. 13. — Apex de bourgeon quiescent. Coupe longitudinale montrant une ébauche de racine.

A. Microphotographie (× 100).

B. Interprétation schématique. *Za,* zone apicale; *Sa,* zone sous-apicale; *P,* parenchyme cortical; *E,* écailles; *r,* ébauche de la racine.

*c) **Les bourgeons quiescents.*** — Les ébauches latérales caulinaires, qui ne donnent ni un stolon aphylle secondaire à développement immédiat, ni une tige secondaire feuillée, restent plus ou moins longtemps à l'état quiescent. Leur sommet est organisé comme un méristème de stolon aphylle normal mais qui se serait arrêté très tôt de fonctionner, après avoir mis en place, quelquefois, les ébauches d'une ou de deux racines qui ne se développent pas (fig. 13).

Spontanément, deux voies seules lui sont offertes :

— ou bien il reste inactif et finit, même, par se nécroser;

— ou bien, après une période plus ou moins longue à l'état quiescent,

n'excédant jamais 4 mois d'après nos observations, il peut évoluer en une tige feuillée.

Dès lors on peut se demander si ces bourgeons quiescents ne représentent pas, tout simplement, des tiges secondaires feuillées, dont le développement pourrait être plus ou moins différé du fait de phénomènes que nous examinerons plus loin.

III. — *Conclusions de l'étude morphologique.*

Par opposition à la tige primordiale, feuillée, dressée et à symétrie rayonnante, les stolons de *Nephrolepis biserrata* constituent, dans les conditions naturelles de développement, un système caulinaire plagiotrope.

La croissance, en effet, a lieu dans un plan habituellement horizontal, ou très voisin de l'horizontale, même au cours des premiers stades d'élongation (fig. 3).

Ce mode de croissance place les deux faces du stolon dans des situations différentes par rapport à certains facteurs externes : la face inférieure, par exemple, bénéficie d'une humidité plus forte que la face supérieure, mais reçoit un éclairement bien moins important. L'insertion des formations latérales (racines et rameaux) sur ces stolons, détermine, dans les conditions naturelles, une dorsiventralité très nette puisque seule la face inférieure est organogène. Par contre, si le stolon se développe enfoui dans le substrat, ce caractère disparaît et des productions latérales naissent sur les deux faces. La dorsiventralité de ces stolons aphylles apparaît donc tributaire de facteurs externes.

Les méristèmes latéraux de ces stolons aphylles sont de deux types :

— endogènes (fig. 7), ils donnent naissance à des racines;

— exogènes (fig. 8), ils engendrent des rameaux secondaires.

Ces deux types de méristèmes naissent le long des mêmes génératrices. Leur position relative sur l'organe émetteur suggère une permutabilité entre les deux types d'organes qu'ils engendrent (racines et rameaux latéraux), dont nous avons tenté, nous le verrons plus loin, d'envisager expérimentalement la véracité.

On peut toutefois, d'ores et déjà, rapprocher cette observation de résultats expérimentaux obtenus chez d'autres végétaux, en particulier des Angiospermes (M. Champagnat, Blatteron, 1966; Ballade, 1968). Ces auteurs ont pu constater, en effet, que, chez le *Cresson (Nasturtium officinale)* en particulier, bourgeons et racines se forment en position axillaire, à partir de portions différentes de la même zone méristématique. De plus, il leur a été possible, expérimentalement, non seulement de provoquer l'apparition de bourgeons à partir du secteur engendrant normalement les racines, mais même d'obtenir la transformation en bourgeons, d'organes qui avaient commencé à se développer en racines.

Il semble donc que, chez le *Cresson,* les cellules méristématiques des

aisselles foliaires possèdent la potentialité d'évoluer, soit en racine, soit en rameau. De la même façon, chez l'espèce qui nous occupe, les « champs morphogénétiques » formés par le méristème terminal du stolon aphylle, peuvent engendrer, vraisemblablement sous l'action de stimulus qui nous échappent encore, l'un ou l'autre de ces deux types d'organes.

Bien que les méristèmes exogènes, individualisés à l'apex du stolon principal, présentent toujours la même organisation, dans les premiers stades au moins de leur développement, ils sont susceptibles d'évoluer en des axes de nature très différente : stolons aphylles secondaires à développement immédiat, tiges secondaires feuillées, bourgeons quiescents.

Au dimorphisme, souvent reconnu dans le genre *Nephrolepis*, entre la tige feuillée orthotrope et ses ramifications stolons, aphylles et plagiotropes, vient donc s'ajouter le polymorphisme des productions latérales de ces dernières. Cette situation, dans son ensemble, est évidemment intéressante pour l'expérimentation. Nous allons voir maintenant dans quelle mesure nous avons pu en profiter.

B. — ESSAI D'ANALYSE EXPÉRIMENTALE DU DÉTERMINISME DE CES STRUCTURES

Nous nous sommes donc proposé de vérifier si un tel polymorphisme résulte, chez une plante appartenant à un groupe systématique considéré comme archaïque, d'interactions corrélatives comparables à celles mises en évidence, antérieurement, chez les *Phanérogames*.

Dans un premier temps, nous envisagerons le fonctionnement du stolon aphylle primaire, en utilisant diverses techniques expérimentales telles que microchirurgie, ablation d'organes, culture *in vitro* d'organes isolés...

Puis, dans un deuxième temps, nous aborderons, avec les mêmes techniques, l'étude de ses ramifications.

I. — *Le stolon primaire.*

On peut penser que cette différenciation du méristème issu d'un « champ morphogénétique » est sous la dépendance du méristème terminal orthotrope. En effet, le rôle organisateur du méristème principal sur ses ramifications, démontré chez des Phanérogames (Bancilhon, 1966), avait déjà pu être constaté chez les Fougères (Wardlaw, 1943). Malheureusement nous n'avons pas réussi à obtenir, chez *Nephrolepis biserrata*, la confirmation de cette présomption. Par contre, nous avons pu analyser d'une manière plus précise le comportement de ce stolon après son émission. La différenciation du stolon primaire à l'état aphylle manifeste une stabilité particulièrement forte chez la plante adulte, puisque, malgré un nombre impor-

tant d'observations, nous n'avons jamais pu noter de feuille directement insérée sur un stolon primaire et nous n'en avons observé que très rarement sur un stolon secondaire (seulement dans le cas où un tel stolon avait commencé à se développer en une tige feuillée).

Il paraît alors intéressant de rechercher si les facteurs responsables de cette stabilité sont propres au méristème de ce stolon aphylle, ou dépendent d'une autre partie du sporophyte.

Nous allons, tout d'abord, étudier le comportement d'extrémités apicales de stolons aphylles, bouturées et cultivées *in vitro*. Nous avions en effet constaté, dès 1965, chez une autre espèce (*Nephrolepis exaltata* Schott), qu'un tel bouturage provoquait la transformation des axes aphylles en tiges feuillées. Nous avions, de plus, très brièvement signalé (Espagnac, 1969) que le même résultat pouvait être obtenu avec l'espèce qui nous occupe aujourd'hui. Il nous paraît maintenant utile de mentionner les nouvelles informations recueillies sur ce phénomène.

1° Comportement d'extrémités apicales de stolons aphylles bouturées.

Nous rapporterons ici l'expérimentation que nous avons menée dans des conditions aseptiques, *in vitro*. C'est la technique qui nous a donné les meilleurs résultats tant au point de vue des implants, qui ne dépérissent pas comme c'est souvent le cas pour des boutures réalisées en serre dans un terreau humide, que de la stabilité des conditions extérieures dans lesquelles sont placées les cultures. Nous avons, cependant, constaté que les résultats sont comparables à ceux obtenus lors de la réalisation des boutures, en serre, dans de la terre humide.

Les extrémités de stolons aphylles sont donc prélevées et stérilisées, par trempage dans une solution aqueuse d'hypochlorite de calcium à 10 % durant 5 minutes. Elles sont ensuite couchées sur un milieu synthétique (1), coulé en boîte de Pétri après stérilisation.

Ces boîtes enfin sont placées à l'intérieur d'enceintes où règne une température de 23 °C et qui sont éclairées, 18 heures par jour, par deux rampes de tubes fluorescents (blanc brillant et blanc de luxe). Les cultures reçoivent en moyenne un éclairement de 2 500 lux.

*a) **Description de la transformation.*** — Des extrémités de stolons, prélevées sur des individus adultes, se développant en serres, ont été bouturées.

Les boutures ont, en moyenne, une longueur de 3 cm. La simple observation permet de constater que toute élongation s'arrête dès le bouturage, pendant au moins une vingtaine de jours. Au bout de ce laps de

(1) Composition du milieu : liquide de Knop dilué de moitié; oligo-éléments de la solution de Berthelot; glucose 3 % ; gélose 1 %. Afin d'éviter le développement de champignons, on ajoute au milieu, après stérilisation, 200 mg/litre d'Eurapène. Nous avons pu constater que ce produit ne modifie pas le comportement des boutures.

temps, quelques-unes des boutures, par un gonflement du bouquet d'écailles terminales, manifestent une reprise d'activité. Quatre ou cinq jours plus tard, ces dernières boutures présentent à leur sommet une petite feuille en train de s'étaler (fig. 14). Enfin, dans les jours qui suivent, d'autres extrémités vont à leur tour former une feuille, de telle sorte que tous les apex qui ont survécu au bouturage (environ 75 % des extrémités mises en culture) sont transformés en tiges, feuillées, 80 jours, en moyenne, après le début de l'expérience.

Fig. 14. — Extrémité de stolon transformée en tige feuillée par bouturage (× 5). *St*, stolon; *B*, bourgeon apical; *F*, feuille.

Il faut souligner ici que la transformation étant notée lorsque la première feuille devient macroscopiquement visible, parmi les écailles terminales du stolon, une imprécision relative affecte son appréciation.

Il convient de noter au passage que les résultats d'une telle expérience (lots A à F, tableau IV) ne sont pas modifiés par l'époque de prélèvement de la bouture. Les temps nécessaires à l'obtention de la transformation sont les mêmes pour des stolons prélevés pendant leur élongation estivale, très rapide, ou pendant leur élongation hivernale, plus lente.

Des contrôles histologiques, effectués régulièrement sur des apex en cours de transformation, ne per-

Tableau IV. — Nombre de boutures apicales de stolons aphylles adultes, transformées en tiges feuillées, en fonction du temps, en jours, dans divers lots expérimentaux

Lots	Nombre de jours après le bouturage								Nombre de boutures réalisées
	10	20	30	40	50	60	70	80	
A	0	0	2	8	12	15	—	17	24
B	0	0	3	6	8	10	13	15	21
C	0	1	3	8	12	18	—	23	27
D	0	0	2	4	10	13	16	20	25
E	0	0	0	4	12	15	17	19	23
F	0	0	6	13	15	17	—	17	20
Total.	0	1	16	43	69	88	—	111	140

mettent de relever aucune mitose dans les méristèmes considérés pendant les vingt premiers jours de culture. Cette paresse mitotique avait d'ailleurs déjà été observée chez *Nephrolepis exaltata* (Espagnac, 1965).

Cependant, durant cet arrêt total apparent de fonctionnement, le méristème terminal du stolon subit des modifications. Les tissus sous-jacents (écorce et tissus conducteurs) progressent de façon acropète par différenciation, *in situ*, des cellules méristématiques placées au-dessus d'eux. Il en résulte une réduction importante de la partie du méristème cytologiquement indifférenciée. Finalement, ne subsiste que la « zone apicale » (initiale

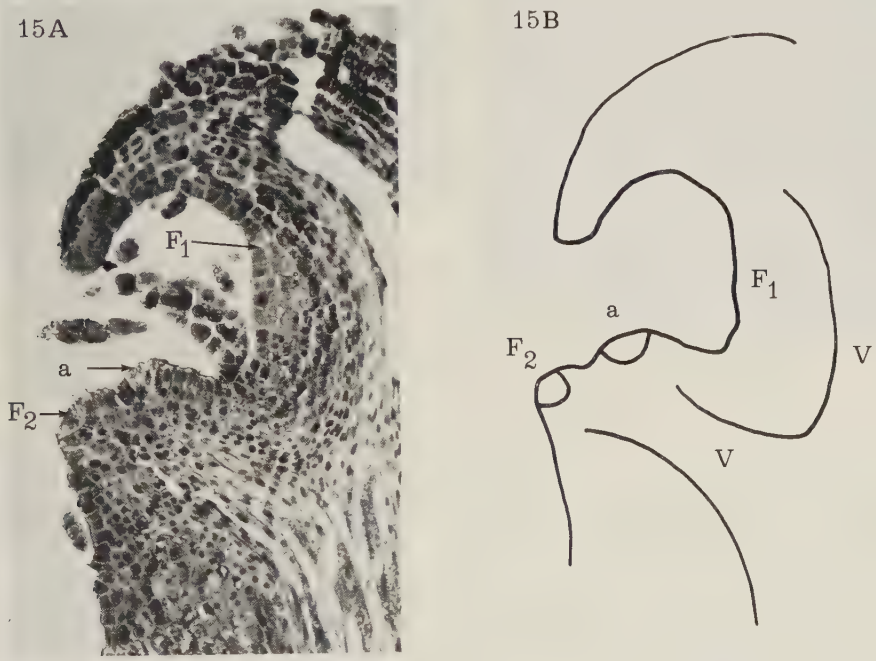


Fig. 15. — Apex d'un stolon transformé en tige feuillée. Coupe longitudinale passant par le plan de symétrie de la première feuille (F_1).

A. Microphotographie (× 100).

B. Représentation schématique. *a*, apex du stolon; F_2, deuxième feuille (coupée obliquement); *V*, tissu provasculaire.

et cellules voisines) et seulement une partie du « massif méristématique sous-apical » (fig. 15).

Dans le cours du développement de ce processus, d'autres phénomènes se produisent. C'est au moment où le méristème atteint ce degré de réduction que son activité reprend par l'organogenèse de la première feuille.

Sur le flanc du méristème réduit, à une centaine de microns de l'initiale apicale, se forme une légère saillie, due à des recloisonnements dans certaines de ses cellules. Au centre de ce renflement, dans une cellule

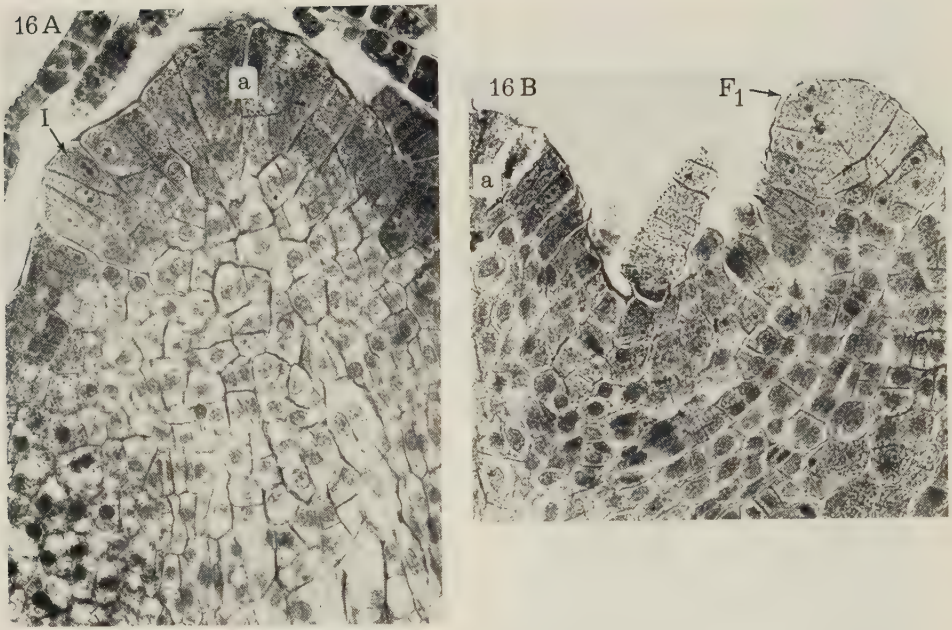


Fig. 16. — Méristème terminal d'un stolon transformé en tige feuillée.
A. Apparition de l'initiale *(I)* de la première feuille (× 300). *a*, apex.
B. Stade plus avancé (× 300). F_1, première feuille; *a*, apex.

superficielle, une division oblique individualise une nouvelle initiale (fig. 16, *A*). Cette dernière organise un méristème qui, par son fonctionnement, va engendrer la première feuille (fig. 16, *B*).

Nous reviendrons ultérieurement sur la position de cette première feuille qui n'est pas quelconque. Quoi qu'il en soit, désormais le méristème apical de la bouture fonctionnera sur le mode de tige feuillée, et, en l'état actuel des recherches, il a été impossible de le ramener vers son état aphylle initial.

*b) **Structure morphologique de la nouvelle tige feuillée.*** — Pendant que la première fronde s'étale, une deuxième est initiée, de la même façon que la première, sur le flanc du méristème réduit, puis une troisième, une quatrième, etc.

Si l'angle de divergence entre les deux premières feuilles peut avoir des valeurs très diverses, il se régularise, le plus généralement entre f2 et f3. A partir de là, s'installe une phyllotaxie à peu près normale et dont l'indice est égal à 2/5.

La première feuille est, en général, de petite taille (environ 3 cm) et constituée par un rachis très grêle portant six ou sept petites pennes, alternes ou opposées, de texture fine. A partir de la deuxième feuille, la

taille va augmenter jusqu'à atteindre, à la six ou septième, une quinzaine de centimètres. Parallèlement, le nombre de pennes et leur longueur se sont accrus aussi. La croissance de cette nouvelle tige feuillée s'accompagne donc d'un développement hétéroblastique comparable à celui que l'on observe chez le jeune sporophyte. La ressemblance ne s'arrête pas là.

En effet, si, le plus souvent, aucun organe ne s'insère en arrière de la première feuille formée après la reprise d'activité du méristème, par contre une racine se développe en arrière des deux ou trois feuilles suivantes, comme chez le sporophyte jeune, puis c'est un stolon aphylle qui s'insère en arrière des autres feuilles (fig. 17).

Tout se passe donc comme si le bouturage de la portion apicale d'un stolon prélevé sur la plante adulte, provoquait un rajeunissement de son méristème, le ramenant à un état comparable, sous bien des aspects, à celui d'une jeune tige feuillée issue du zygote. Une étude histologique montre, d'ailleurs, que les méristèmes de la jeune plante et de la bouture de l'extrémité du stolon, au moment de sa transformation, sont parfaitement superposables, tant en ce qui concerne leurs structures que leurs dimensions (fig. 18).

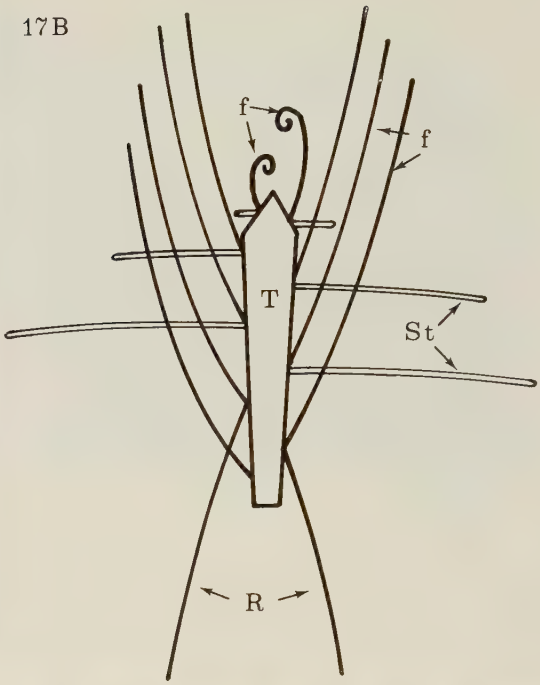
Donc, du moins dans les conditions où le prélèvement a été réalisé, le bouturage des 30 mm apicaux de stolons aphylles, séparés de la plante mère, aboutit à une modification du fonctionnement du méristème terminal de la bouture, se traduisant par la transformation de cette dernière en une tige feuillée.

On peut néanmoins se demander si, les conditions de prélèvements variant, on aboutit aux mêmes résultats. C'est ce que nous avons essayé de déterminer en réalisant, dans des conditions de culture identiques, des boutures de longueurs différentes, d'âges différents, ou prélevés sur des individus plus ou moins jeunes.

c) ***Influence de quelques facteurs internes.*** — *Influence de la longueur de la bouture.* — Pour cette expérience, des extrémités de stolons d'âge comparable sont prélevées sur des individus adultes, et bouturées dans les conditions définies plus haut. Toutefois, ces boutures sont séparées en trois lots bien distincts. L'un d'eux est constitué par des fragments de 30 mm, correspondant à la condition que nous venons de décrire; le second

Tableau V. — Tableau donnant, pour chacun des 3 lots de boutures, de tailles différentes, le nombre d'apex transformés en pieds feuillés, en fonction du temps, en jours, écoulé depuis le bouturage.

Longueur de la bouture (mm)	Temps (en jours) après le bouturage								Nombre de boutures mises en culture
	10	20	30	40	50	60	70	80	
120	0	0	0	3	6	8	11	12	20
30	0	0	2	4	9	13	16	17	20
5	0	0	1	2	7	13	13	15	20



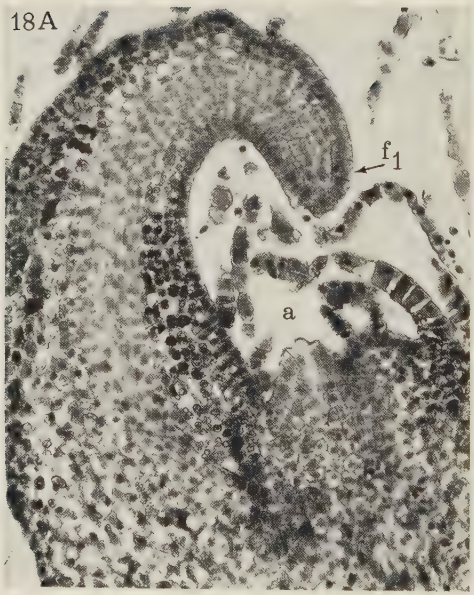


Fig. 17 et 18.

est constitué par des fragments beaucoup plus longs, 120 mm environ; dans le troisième enfin, on ne bouture que les 5 mm apicaux du stolon.

La transformation, comme le montre le tableau V, se produit de la même manière et en des temps comparables pour les trois lots.

Dans les limites de notre expérience, donc, la longueur de la bouture n'a pas d'influence appréciable sur le phénomène. Le maintien à l'état aphylle du méristème terminal des stolons n'est donc pas assuré, du moins intégralement, par les parties sous-jacentes.

Influence de l'âge de la tige feuillée ayant formé le stolon dont l'extrémité est bouturée. — Pour réaliser cette expérience, on prélève des extrémités de stolons aphylles, d'une part, sur des individus entretenus en serre depuis au moins trois ans (1er lot), d'autre part, à la base de jeunes tiges feuillées, qui sont des ramifications d'un stolon aphylle primaire, et qui n'ont encore étalé qu'une seule feuille (2e lot), enfin sur des jeunes plantes de 3 à 4 mois, développées à partir de prothalles (3e lot).

La longueur des boutures est ici identique dans les trois cas (environ 30 mm).

Alors que, pour le premier et le deuxième lot, la transformation s'opère en des temps comparables à ceux observés jusqu'ici, dans le cas de boutures

Tableau VI. — Nombres d'apex, transformés en tiges feuillées, de boutures d'extrémités de stolons prélevées sur des plantes d'âge différent

Boutures prélevées sur	Temps (en jours) après bouturage							Nombre de boutures réalisées
	10	20	30	40	50	60	80	
Plante adulte.	0	0	2	4	10	13	20	25
Jeune pivot secondaire.	0	0	1	5	11	15	22	25
Jeune plante.	5	22	37	44	44	44	44	64

de stolons des jeunes plantes, le phénomène est considérablement plus rapide (tableau VI).

Le comportement identique des boutures d'extrémités des stolons réalisées dans les deux premiers lots permet de considérer que le méristème

Fig. 17. — Tige feuillée issue de la transformation d'un stolon bouturé.
A. Tige ayant étalé 4 feuilles (× 2).
B. Représentation schématique. *f*, feuilles; *St*, stolons; *R*, racines; *T*, tige feuillée.

Fig. 18. — Coupes longitudinales passant par la première feuille de tiges :
A. Issue de la transformation d'un stolon (× 100).
B. Issue du développement du zygote (× 100). *a*, apex; f_1, première feuille.

de la tige feuillée adulte et celui de la tige secondaire feuillée manifestent les mêmes potentialités.

Par contre, la transformation très rapide des extrémités de stolons bouturées de la jeune plante issue de l'œuf indique que l'apex de cette dernière a des propriétés différentes.

En effet, 10 jours seulement après le bouturage, 5 apex sont déjà transformés, et la totalité de ceux qui survivent (1) se transforment en 40 jours.

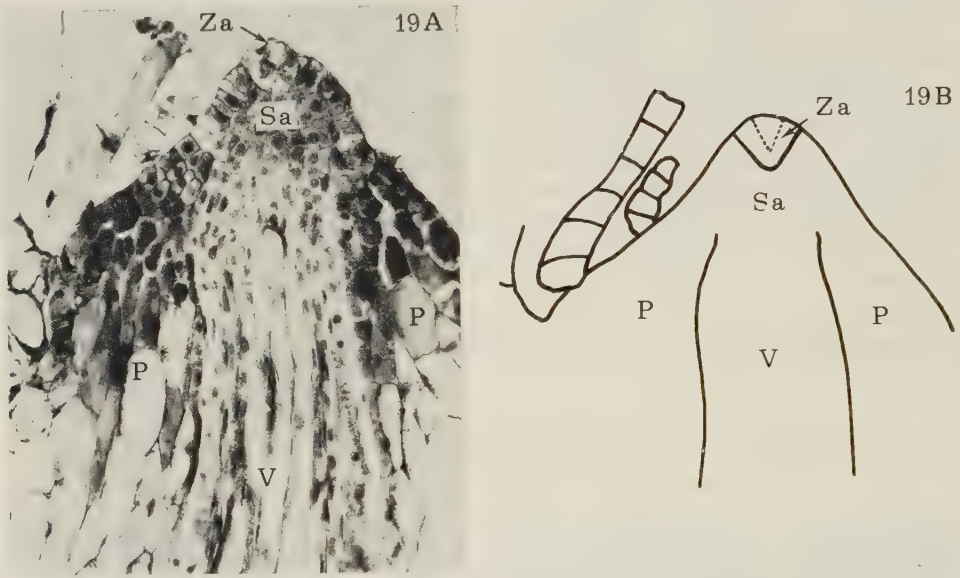


Fig. 19. — Méristème terminal d'un stolon aphylle de jeune sporophyte. Coupe longitudinale.

A. Microphotographie (× 100).

B. Interprétation schématique. *Za,* zone apicale; *Sa,* zone sous-apicale; *P,* parenchyme cortical; *V,* tissu provasculaire.

Cette modification dans le comportement des extrémités de stolons bouturées de la jeune plante, s'accompagne d'autres différences :

— La taille du méristème des stolons aphylles des jeunes plantes (fig. 19) est nettement plus réduite que celle des méristèmes des stolons de plantes adultes.

— De plus, bien que l'expérience décrite ici ait été réalisée durant la période estivale, c'est-à-dire la période pendant laquelle la croissance de *Nephrolepis biserrata* est maximale, la vitesse d'élongation des stolons aphylles, encore reliés à la plante-mère, est bien plus faible chez les jeunes plantes (10 mm/jour) que chez les individus adultes (20 mm/jour).

(1) Le pourcentage des extrémités qui survivent au bouturage est plus faible (68 % environ) que dans le cas de stolons issus d'une plante adulte. Ceci est vraisemblablement dû à la moins grande résistance de stolons des jeunes plantes, beaucoup plus grêles.

Mais ces caractéristiques sont-elles directement liées aux différences de processus de transformation ? Nous ne saurions l'affirmer, au moins en ce qui concerne la vitesse d'élongation.

En effet, nous avons déjà signalé que la transformation en tiges feuillées d'extrémités de stolons aphylles bouturées, est aussi rapide pour des boutures prélevées en période hivernale, donc à élongation lente, que pour des boutures prélevées en période estivale, donc à élongation rapide.

Néanmoins, nous mentionnerons plus loin l'expérimentation faite pour mettre à l'épreuve cette appréciation.

La structure du méristème, par contre, peut être plus étroitement liée à la différence de comportement des boutures. Nous ne pouvons, en effet, manquer de rapprocher ce fait de ce que nous avons vu lors du bouturage des apex de stolons prélevés sur des plantes adultes. Dans tous les cas nous avons pu observer que les processus de transformation des stolons aphylles en tiges feuillées, étaient précédés de modifications importantes du méristème terminal, la zone vraiment méristématique de celui-ci devenant très réduite avant que se déclenche l'organogenèse foliaire. Ainsi pourrait-on penser que, pour les stolons prélevés sur de jeunes plantes, cette étape préliminaire étant déjà accomplie, les phénomènes de transformation seraient, de ce fait, accélérés.

Influence de l'âge du stolon dont l'extrémité est bouturée. — On sait que les stolons aphylles primaires sont des ramifications à développement immédiat de la tige principale feuillée. De plus, dans une période donnée, et si l'on s'adresse à des stolons de plantes adultes par exemple, ils poussent tous sensiblement avec la même vitesse. L'âge d'un stolon peut donc être apprécié d'après sa longueur : on peut estimer qu'il est d'autant plus âgé qu'il est plus long.

Nous avons donc, pour cette expérience, bouturé, dans les conditions habituelles, les extrémités apicales prélevées sur des stolons qui mesuraient, les uns au maximum 20 mm (lot A), d'autres entre 350 et 450 mm (lot B), d'autres enfin entre 1 000 et 1 100 mm (lot C). Bien que la longueur

Tableau VII. — Tableau donnant, pour l'une des expériences réalisées, les nombres d'apex transformés en tiges feuillées, dans trois lots de boutures prélevées a l'extrémité de stolons aphylles de tailles différentes (A = 5 à 20 mm; B = 350 à 450 mm; C = 1 000 à 1 100 mm), en fonction du temps, en jours, écoulé depuis le bouturage.

	Temps (en jours) après le bouturage												Nombre de boutures réalisées	Apex vivants en fin d'expérience
	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140		
Lot A.	0	0	0	1	2	4	5	7	9	11	—	12	25	12
Lot B.	2	4	10	13	16	20							25	20
Lot C.	0	4	12	15	17	19							25	19

du fragment bouturé n'ait pas d'influence appréciable sur le phénomène étudié, précisons que dans les lots B et C nous avons bouturé les 30 mm apicaux, alors que dans le lot A les fragments mesuraient entre 5 et 20 mm.

Le tableau VII montre bien que les lots B et C se comportent de façon normale (début des transformations 30 jours après le bouturage, transformations terminées 80 jours après). Par contre, le lot A manifeste, lui, une originalité.

Ce n'est en effet que 60 jours après le bouturage que l'on observe la première tige feuillée et, à partir de là, l'apparition de nouvelles boutures transformées a lieu plus lentement que dans une série normale, puisque 120 jours après le début de l'expérience toutes les boutures qui survivent n'ont pas encore réversé.

Il faut noter que le lot A est constitué par des organes dont la vitesse d'élongation était, au moment du prélèvement, bien inférieure à celle des stolons constituant les autres lots. On sait en effet que, pendant les premières phases de leur développement sur la tige feuillée, les stolons aphylles croissent de 3 à 4 mm/jour. On est donc loin des 20 mm dont s'allongeaient quotidiennement les axes utilisés dans les lots B et C.

Il convient, cependant, de renouveler les réserves déjà formulées au sujet de l'influence possible de la vitesse d'élongation des stolons sur le phénomène en question.

En résumé, les quelques facteurs internes qui viennent d'être testés n'influencent le développement des boutures qu'en modifiant la rapidité avec laquelle elles se transforment.

Dans tous les cas, en effet, c'est une tige feuillée qui se forme, et celle-ci a toujours la même organisation.

Nous pensons qu'il convient, maintenant, de rechercher l'influence possible sur ce phénomène de quelques facteurs externes.

*d) **Influence de facteurs externes sur la transformation en tiges feuillées d'extrémités de stolons bouturées.** — Influence de la température.* — Le protocole expérimental demeurant le même, les boîtes de Pétri contenant les boutures ont été placées à l'intérieur d'enceintes dans lesquelles régnaient des températures différentes.

Une première constatation peut être faite : au-dessous d'une température de 15° ± 1°C, aucune extrémité de stolon ne survit au bouturage. On constate alors, au bout d'une quinzaine de jours, un flétrissement des apex qui finissent par se nécroser.

Pour des températures de 20° ±1° et 25° ± 1°C, la transformation en tiges feuillées de toutes les extrémités qui survivent au bouturage (environ 75 %) s'échelonne entre le 20e et le 80e jour suivant le début de l'expérience.

Enfin, si l'on choisit une valeur intermédiaire entre la température létale de 15°C et 20°C (soit 17° ± 1°C), 8 extrémités seulement, sur 25 boutures réalisées, survivent à l'expérience, mais se transforment en tiges feuillées.

Le facteur température n'a donc pas d'influence appréciable, dans les limites où il permet la survie des boutures, sur le phénomène en question.

Influence de la lumière. — On se souvient que, dans les conditions naturelles de développement, les pieds de *Nephrolepis biserrata,* entretenus en serre à Montpellier, ont une activité de croissance qui diminue notablement au cours de la période hivernale (mi-octobre à début mars). On a déjà dit que cette baisse d'activité, allant pour certains pieds feuillés jusqu'à l'arrêt complet, résultait vraisemblablement de la diminution de la longueur du jour, qui, sous nos latitudes, caractérise cette période.

Nous avons alors essayé de vérifier si cette influence de la lumière se faisait aussi sentir sur des extrémités de stolons bouturées.

Des extrémités de stolons, toujours prélevées sur des individus entretenus en serre, bouturées de la même manière, sont placées dans des enceintes où la température est maintenue aux environs de 23°C et que l'on peut éclairer suivant un rythme nycthéméral déterminé. Chaque période d'éclairement choisie, a été testée sur une série de 25 extrémités de stolons.

On a pu, dès lors, constater que les jours courts ont pour seul effet d'augmenter le temps nécessaire à l'obtention de la transformation de boutures en tiges feuillées. C'est ainsi qu'avec un éclairement de 6 heures, 40 à 45 jours s'écoulent avant l'obtention des premières transformations qui se poursuivent ensuite jusqu'aux environs du 100e jour après le bouturage. Pour des périodes d'éclairement plus longues, le phénomène s'obtient plus rapidement; toutefois il ne se produit jamais pour des stolons de plantes adultes, avant le 20e jour, même pour des boutures placées en éclairement continu.

Inversement, des extrémités de stolons, bouturées et placées à l'obscurité totale, ont un comportement particulier.

En effet, un lot de 50 de ces boutures, maintenues, *in vitro,* à l'abri de toute lumière pendant 4 mois, n'a manifesté, extérieurement, aucune activité. Pourtant, des dissections pratiquées en fin d'expérience ont révélé des apex en bon état. Il en est bien ainsi, car si on replace ces mêmes boutures dans des conditions d'éclairement habituelles (18 heures par jour), on observe qu'elles se transforment en tiges feuillées suivant le même processus que des boutures exposées d'emblée à la lumière. Les modifications que subit le méristème du stolon pendant la période d'arrêt qui précède sa transformation en tige feuillée, et qui ne se produisent pas à l'obscurité, se révèlent donc indispensables dans l'accomplissement du phénomène.

Pourtant on se souvient que si l'on met des stolons aphylles à l'obscurité, aussi longtemps qu'ils restent en rapport avec la plante mère, laissée elle à la lumière, ils peuvent poursuivre leur croissance. C'est ce qui se passe, par exemple, lorsque les stolons poussent enfouis dans la tourbe.

Néanmoins, ce développement est quelque peu modifié : la vitesse d'élongation, on l'a dit, s'abaisse jusqu'aux environs de 5 mm/jour, et surtout, le méristème du stolon perd sa polarité, et donne des formations laté-

rales sur ses deux faces. Dans le but de préciser le rôle de la lumière sur ce dernier phénomène, nous avons réalisé l'expérience suivante.

Deux lots de boutures sont constitués, à partir de stolons prélevés sur des individus adultes. Toutes les boutures ont une longueur identique (30 mm). Grâce à des « caches » de papier noir mat, on peut éclairer la bouture sur une face déterminée : la face supérieure dans un lot, la face inférieure dans l'autre lot. Après 80 jours de culture, temps qui correspond normalement à la transformation complète de lots de boutures équivalents, dans les conditions normales d'éclairement, les boîtes de Pétri sont ouvertes et l'on note la position de la première feuille (tableau VIII).

Tableau VIII. — Position de la feuille f1 sur un apex de stolon transformé en tige feuillée en fonction de la face éclairée.

		Face éclairée		Total
		Supérieure	Inférieure	
Nombre de boutures observées		29	39	68
Première feuille insérée du côté de la face.	Inférieure.	29	26	55
	Supérieure.	0	13	13

On voit donc que, si l'on oriente la lumière de façon que la face supérieure soit éclairée, c'est-à-dire en quelque sorte si l'on reproduit les conditions naturelles, la totalité des boutures encore vivantes en fin d'expérience (29, tableau VIII) ont leur première feuille insérée à la face inférieure, face normalement organogène.

Par contre, si on inverse les conditions d'éclairement, en illuminant la seule face inférieure, bien que bon nombre de boutures se comportent encore comme précédemment, on voit apparaître une proportion non négligeable de premières feuilles insérées à la face supérieure du méristème (13 sur 39 boutures, tableau VIII).

Ainsi donc, bien que la dorsiventralité originelle des méristèmes de stolons aphylles se manifeste encore souvent, au moment de la reprise d'activité des boutures sur le mode feuillé, on doit constater que l'orientation du flux lumineux frappant ces extrémités de stolons bouturées, est susceptible de déterminer, dans un nombre non négligeable de cas, une nouvelle polarité.

L'étude qui précède, et qui concerne l'influence d'un certain nombre de facteurs internes et externes sur la morphogenèse du stolon aphylle, permet de constater que, dans tous les cas où l'on sépare l'extrémité d'un de ces stolons de la plante mère qui l'a formé et où cette extrémité survit au bouturage, elle se transforme en une tige feuillée.

L'état aphylle du stolon ne représente donc pas une différenciation automaintenue. Il paraît, dès lors, utile de rechercher si elle est le résultat d'une influence émanant d'une autre partie du végétal, et de quelle autre partie du végétal il s'agit.

2° *Influence de l'axe feuillé sur ses stolons aphylles.*

Chez le sporophyte adulte de *Nephrolepis biserrata,* les feuilles étalées représentent l'élément le plus important, à la fois par leur volume (chaque pied porte normalement huit à dix feuilles pennées, mesurant en moyenne 1 m de long), et par leur activité. La tige elle-même, bien que trapue, a une taille beaucoup plus limitée (quelques centimètres de long) et constitue surtout, mis à part son méristème, d'ailleurs réduit lui aussi, une zone par où peuvent se faire les échanges entre les divers organes.

Nous avons donc cherché à mettre en évidence l'influence que peuvent exercer sur le stolon primaire, tout d'abord, le méristème caulinaire entouré des plus jeunes ébauches de feuilles (encore emprisonnées dans les nombreuses écailles du sommet de la tige), ensuite les feuilles étalées.

*a) **Influence sur les stolons de l'apex caulinaire et de ses jeunes feuilles.*** — Sur 20 individus se développant en serre, pendant la période de pleine végétation, on pratique l'ablation du sommet de la tige feuillée (sommet comprenant le méristème terminal ainsi que les feuilles mesurant moins de 10 mm).

L'absence, normale chez une Filicinée, de méristème axillaire, s'ajoutant à cette suppression du sommet de la tige, aboutit à un arrêt complet de l'organogenèse de l'axe considéré. Seuls, les organes déjà en place avant le traumatisme, poursuivent leur développement. Les feuilles non détruites, d'une part, continuent leur étalement, les stolons aphylles, d'autre part, conservent toutes les caractéristiques de leur organisation, y compris leur vitesse d'élongation d'environ 20 mm/jour. Même les stolons très jeunes au moment du traumatisme (mesurant moins de 5 mm de long), poussent de façon normale bien que leur croissance soit moins rapide.

Les jeunes feuilles (moins de 10 mm) et le méristème terminal de l'axe orthotrope ne semblent donc pas jouer un rôle déterminant dans le comportement des stolons aphylles.

En est-il de même des feuilles adultes ?

*b) **Influence des feuilles étalées sur les stolons aphylles.*** — Le méristème caulinaire et les plus jeunes feuilles (moins de 10 mm) sont ici conservés. Par contre, toutes les feuilles étalées sont sectionnées. L'opération aboutit rapidement à la mort de la tige effeuillée, accompagnée d'un arrêt brutal de l'élongation des stolons aphylles qui, généralement, finissent par mourir eux aussi. Pourtant, nous avons observé, mais dans un seul cas, que

toutes les extrémités de stolons (principal et secondaire), après un arrêt d'une trentaine de jours, ont formé une ou deux feuilles (fig. 20), très réduites et chétives.

Les feuilles étalées de la tige principale jouent donc un rôle important dans le maintien du fonctionnement de la plante qui se révèle incapable d'accumuler, dans son court pivot, des réserves susceptibles de permettre même l'étalement de feuilles pourtant déjà initiées. Il est clair que, dans ces conditions, la tige principale disparaissant, on se trouve placé dans une

Fig. 20. — Transformation en tige feuillée de toutes les ramifications (r_1, r_2, r_3...), d'un stolon aphylle, après ablation des feuilles étalées du pied-mère. (La transformation du sommet du stolon principal [*St*] n'est pas encore perceptible sur la photographie.) (× 1/4.)

situation expérimentale déjà mentionnée, à savoir celle où on isole le stolon du pivot qui l'a formé. Il n'est donc pas étonnant que, dans ces conditions, on assiste, en cas de survie des stolons, à leur transformation en tige feuillée.

Il n'en reste pas moins vrai que l'axe feuillé émetteur joue un rôle capital, par ses feuilles étalées, c'est-à-dire à fonction assimilatrice, sur le comportement des stolons aphylles. La conservation d'une *seule* feuille étalée s'avère suffisante, d'ailleurs, à l'accomplissement de ce rôle. C'est ainsi qu'après avoir sectionné toutes les feuilles étalées, sauf une, de quelques individus entretenus en serre, on a pu constater que la morphogenèse de leurs stolons aphylles ne subissait aucune modification.

3° Influence de la vitesse d'élongation.

Nous avons déjà eu l'occasion, à plusieurs reprises, de parler de la concordance entre un ralentissement, et même un arrêt dans la croissance du stolon, et le début de sa transformation en axe feuillé. Nous avons déjà fourni des arguments tendant à montrer que cette modification dans le rythme de fonctionnement ne constitue pas le facteur déterminant de cette transformation.

Néanmoins, nous avons cherché à apporter des confirmations à cette appréciation en provoquant artificiellement le ralentissement de la vitesse de croissance de stolons aphylles primaires encore en rapport avec la plante-mère.

Ce ralentissement peut être obtenu par des moyens mécaniques.

Ainsi, si l'on oblige des stolons à pousser à l'intérieur de tubes remplis d'une solution gélosée à 6 %, leur vitesse d'élongation peut s'abaisser jusqu'à 3 ou 4 mm/jour. Dans ces conditions, aucune modification dans la morphogenèse n'est intervenue.

L'emprisonnement dans une gangue de plâtre de l'extrémité d'autres stolons n'a pas, non plus, fourni de résultat. Ou bien l'apex du stolon se libère en faisant éclater le manchon de plâtre, ou bien, s'il reste emprisonné plus d'une quinzaine de jours, il se flétrit et meurt. Enfin, si on le dégage, après un blocage n'excédant pas 15 jours, il est encore vivant et reprend alors, immédiatement, une vitesse d'élongation normale.

Il est également possible d'obtenir, par un abaissement de la température de culture, un freinage dans les processus de croissance du stolon. Nous avons réalisé cette condition en introduisant les extrémités de stolons aphylles primaires dans une enceinte éclairée, à l'intérieur de laquelle la température pouvait être maintenu à 16° ± 0,5 °C (1). Les plantes-mères, auxquelles ces stolons étaient encore rattachées, étaient laissées dans des conditions de cultures normales.

La vitesse d'élongation des stolons, cultivés ainsi durant 4 mois, s'est maintenue à une valeur moyenne de 0,86 mm/jour. Malgré ce changement important de leur vitesse de croissance, les stolons sont restés parfaitement aphylles et, replacés dans des conditions thermiques favorables (23 à 24 °C), ils ont à nouveau poussé aussi vite que les témoins.

Peut-être faudrait-il arriver, pour provoquer la transformation des stolons en tiges feuillées, à obtenir non pas seulement un ralentissement, même très important, mais un arrêt total dans les phénomènes de croissance ? Nous n'y sommes pas encore parvenu. Mais en tout état de cause on peut, d'ores et déjà, dire qu'un ralentissement, même très proche de l'arrêt, est sans effet sur les potentialités morphogénétiques du stolon.

(1) A des températures inférieures les extrémités de stolons se flétrissent et meurent au bout d'une quinzaine de jours.

4° Conclusions de l'étude du stolon primaire.

A cette étape de l'exposé des résultats expérimentaux, il nous paraît utile de faire le point en regroupant et en discutant les informations les plus importantes recueillies à propos de la morphogenèse du stolon issu de l'axe principal de *Nephrolepis biserrata*.

Sur la plante entière, une fois le méristème latéral orienté dans le sens de fonctionnement producteur de stolon, on constate que celui-ci continue indéfiniment sa croissance suivant ce mode.

Par contre, libéré des corrélations avec le pied feuillé, soit par mortification de ce dernier, soit par section et bouturage de l'extrémité distale plus ou moins grande du stolon, le méristème de ce dernier change radicalement de fonctionnement. En effet, sa vitesse d'élongation, qui était jusque-là en moyenne de 20 mm/jour, devient pratiquement nulle; ses dimensions se réduisent considérablement, à tel point que ne subsistent, à la reprise d'activité, que la « zone apicale » et quelques cellules méristématiques de la zone sous-jacente; son organogenèse enfin change brutalement, puisqu'il se met à produire des feuilles.

La structure stolon, une fois mise en place, apparaît donc comme étant la conséquence d'une contrainte du pied feuillé.

Cette structure est rigoureusement aphylle. Peut-être peut-on, à ce propos, rapprocher cette particularité de celle présentée par les « rhizomes longs » de « *Pteridium aquilinum* » (Webster et Steeves, 1958). Au cours d'une étude précédente (Espagnac, 1960), nous avons conclu que ces rhizomes, constituant la partie centrale de l'appareil végétatif adulte, étaient aphylles par suite de leur allongement rapide, qui empêche un contact prolongé entre les ébauches latérales et le méristème qui les forme. Par contre, les « rhizomes courts », insérés sur le « rhizome long », produisent des feuilles, car leur élongation, très faible, maintient beaucoup plus longuement les jeunes ébauches en rapport avec le méristème producteur.

Un raisonnement comparable peut sans doute être valable pour *Nephrolepis biserrata*, concernant ces deux types d'axes. La croissance lente des tiges orthotropes coïncide bien avec un état feuillé, alors que les stolons, qui poussent souvent en moyenne de 20 mm/jour, sont rigoureusement aphylles. Ceci constituerait alors une confirmation du rôle organisateur du méristème qui orienterait, dans un sens déterminé, le devenir de ses formations latérales. Mais il convient de signaler toutefois que, si ceci est exact, la limite de la vitesse permettant d'aboutir au fonctionnement feuillé est sûrement très basse, car nous avons pu ralentir l'élongation de stolons jusqu'à 0,86 mm/jour sans obtenir de modification dans leur morphogenèse.

Il convient de souligner aussi que la différence de fonctionnement des deux types de méristème coïncide avec des différences de structure de chacun d'eux. On se souvient, en effet, que celui qui produit les feuilles est de dimension beaucoup plus réduite que celui qui n'en forme pas. Il est,

par ailleurs, frappant de constater que la transformation expérimentale d'un apex de stolon en axe feuillé est précédée par une modification importante du méristème terminal en question : la progression acropète de la différenciation des tissus sous-jacents qui aboutit à un méristème dont la zonation est conservée mais dont l'étendue est réduite.

Ce phénomène de réduction de la zone méristématique est déjà bien connu dans les apex caulinaires et radicaux de Phanérogames, lorsque leur activité diminue ou cesse (Heimsch, 1951; Wilcox, 1954, 1962; Dyanat-Nejad et Neville, 1970). On peut, en outre, se demander s'il ne convient pas de rapprocher de ce phénomène la réduction de la zone cambiale, chez de nombreuses plantes des régions tempérées, pendant la période d'arrêt de croissance hivernale (Esau, 1965).

Ces différentes situations ont en commun le fait qu'au moment de sa plus grande activité, le territoire méristématique a son étendue maximale, alors qu'il acquiert son extension minimale pendant l'arrêt de sa croissance. Durant cette période, il semble que le méristème soit constitué par les seules cellules qui lui soient indispensables pour reprendre ultérieurement son fonctionnement. Dans tous les cas, la réduction du méristème résulte d'une progression de la différenciation des tissus, qui gagne toutes les cellules qui sont des produits de l'activité du méristème *sensu stricto*. Quant aux cellules de ce dernier, elles semblent protégées de cette vague de différenciation.

Chez *Nephrolepis*, ces modifications du méristème terminal paraissent indispensables pour que l'organogenèse foliaire soit enclenchée. Cette réalité peut, sans doute, être mise sur le compte de processus faisant intervenir le caractère organisateur du méristème. Mais il convient de signaler maintenant que tous les stolons, produits par un pied de *Nephrolepis*, ne sont pas identiques, voire même que les propriétés de ceux-ci varient avec leurs stades ontogéniques.

En effet, les stolons formés par la jeune plante se transforment très rapidement en tiges feuillées, si on les bouture. Il est vrai que leur méristème terminal, comme nous l'avons déjà mentionné, est proche, par sa taille et par sa structure, de celui de stolon de pieds adultes en cours de transformation. Ainsi, pour les premiers stolons, émis par la jeune plante, une étape préparatoire serait-elle déjà franchie, ce qui expliquerait leur comportement particulier, par rapport aux extrémités de stolons de la plante adulte.

Tout se passe comme si la tige feuillée, dans ses jeunes stades, exerçait sur le fonctionnement de ses axes latéraux une contrainte moins rigoureuse dans le sens stolon, que les pieds parvenus à l'état adulte.

Ceci correspond peut-être seulement à une part de la vérité. C'est ce qui ressort de la comparaison avec d'autres espèces. Ainsi chez des *Phyllanthus* on a pu mettre en évidence un gradient de différenciation de l'axe orthotrope principal, qui se traduit par les potentialités différentes de ses productions axillaires successives (Bancilhon, 1966). En effet, des rameaux

plagiotropes émis par l'axe orthotrope jeune et bouturés ont un comportement différent des rameaux plagiotropes émis par le même axe, plus âgé. Cette remarque prend d'autant plus de poids, nous semble-t-il, que lors de cultures de jeunes plantes de *Nephrolepis, in vitro,* on assiste, avec une fréquence non négligeable, à des transformations en tiges feuillées, de stolons encore en rapport avec le pied mère en bon état.

Concernant les stolons de la plante adulte, nous avons pu, aussi, mettre en évidence des modifications dans leurs propriétés, en fonction du stade atteint par leur ontogénie. C'est ainsi que, prélevés très jeunes, ils se montrent plus rétifs à la transformation que si on les sépare plus tardivement de la plante-mère. Ceci est sans doute à mettre sur le compte d'une action d'autant plus « concentrée » du pied feuillé que le méristème du stolon est moins éloigné de celui-ci.

Reste à parler de propriétés de stolons les conduisant généralement à présenter une dorsiventralité. En effet, on se souvient que les stolons se développant en conditions naturelles n'émettent des productions latérales que sur leur face inférieure.

Par contre, si le développement se fait dans la tourbe, la dorsiventralité disparaît, puisque les organes latéraux se forment tout autour du stolon.

Sans doute peut-on incriminer la lumière dans l'installation de cette dorsiventralité. Cette remarque peut, par ailleurs, s'appuyer sur le fait que ce facteur paraît être susceptible de jouer un rôle important sur la morphogenèse des *Nephrolepis.*

Ainsi, nous avons vu que, en hiver, période de jours courts, l'activité de croissance des individus entretenus en serre diminue considérablement.

De plus, nous avons observé que lors de la transformation expérimentale de stolons en tiges feuillées, bien que la première feuille apparaisse souvent à la face inférieure du méristème, c'est-à-dire en respectant sa polarité initiale, on peut, dans une proportion non négligeable de cas, changer cette polarité par une simple inversion de l'éclairement, c'est-à-dire en illuminant la face inférieure du méristème bouturé.

II. — *Etude du déterminisme de la nature des formations latérales des stolons.*

Nous avons déjà décrit le mode de ramification et la nature des axes latéraux des stolons aphylles de *Nephrolepis biserrata,* dans les conditions naturelles.

Notre propos est, maintenant, d'essayer de comprendre le déterminisme de ces structures.

Notre analyse expérimentale sera orientée, dans un premier temps, plus spécialement sur les ramifications secondaires proprement dites, ensuite sur les ramifications tertiaires.

1° Influence du stolon aphylle primaire sur ses formations latérales.

On sait déjà que les formations latérales du stolon primaire sont de deux types : des racines, d'origine endogène, et des rameaux latéraux d'origine exogène. Ces derniers, bien que construits par des méristèmes latéraux dont l'organisation est identique au départ, se développent en axes de structures différentes.

a) ***Influence du stolon primaire sur ses productions endogènes.*** — Dans le but d'éprouver l'influence du méristème terminal du stolon sur le développement des racines qu'il forme, nous avons pratiqué des décapitations de stolons primaires, laissés par ailleurs en contact avec la plante-mère, au-dessus de racines encore jeunes.

On constate qu'à partir du moment où ces dernières ont commencé leur allongement, le traumatisme n'a pratiquement aucune incidence sur leur développement. Seul, pour les racines placées dans de telles conditions, se manifeste un ralentissement de l'élongation, peut-être d'ailleurs occasionné par la simple manipulation du stolon. Il est possible, néanmoins, comme nous le verrons plus loin, que l'apex du stolon ait une influence sur l'orientation du « champ morphogénétique » dans le sens racine.

b) ***Influence du stolon primaire sur ses productions exogènes.*** — Toujours dans le but de comprendre l'influence de l'apex du stolon primaire, des ablations de cet apex ont été également réalisées au-dessus de méristèmes latéraux exogènes, c'est-à-dire devant normalement engendrer des rameaux.

L'opération a pu, dans ce cas, être effectuée au-dessus de méristèmes parvenus à des stades ontogéniques différents.

Influence sur les ramifications latérales encore très jeunes. — Il s'agit là de ramifications latérales considérées au début de leur développement, à un moment où leur devenir (stolon aphylle secondaire à développement immédiat, tige secondaire feuillée ou bourgeon quiescent) ne peut encore être précisé.

On constate alors que, très rapidement, après décapitation du stolon principal, les ramifications se développent, dans 100 % des cas, en un stolon aphylle dont la vitesse d'élongation prend des valeurs comparables (20 mm/jour) à celles du stolon primaire avant sa décapitation.

Il apparaît donc bien que ce dernier exerce une action notable sur tous ses rameaux latéraux, en particulier en inhibant très fortement leur croissance, comme, d'ailleurs, l'avait déjà laissé supposer l'accélération de la vitesse d'élongation des stolons aphylles secondaires suffisamment éloignés de l'apex du stolon primaire. L'importance de cette action sera encore soulignée plus loin.

Il est d'ores et déjà clair que, sans cette influence de l'apex du stolon primaire, il ne se formerait jamais, sur celui-ci, de tige secondaire feuillée.

Il arrive aussi, quelquefois, qu'à la suite du traumatisme, non seulement la ramification située immédiatement sous la coupure, mais encore une ou deux ramifications sous-jacentes se développent elles aussi en stolon à élongation très rapide (20 mm/jour), dans les premiers temps de l'expérience. Mais, après quelques jours, le rameau distal devient dominant et la vitesse d'élongation des autres rameaux prend une valeur comparable à celle de stolons aphylles secondaires à développement immédiat (5 mm/jour). Ceci paraît bien démontrer que les rameaux latéraux d'un stolon poussant dans les conditions naturelles ne doivent exercer entre eux que des influences discrètes, leur morphogenèse étant surtout sous la dépendance de l'apex du stolon principal.

Influence sur les formations latérales déjà engagées dans une voie morphogénétique déterminée. — Rappelons, une nouvelle fois, que les formations latérales de nature caulinaire d'un stolon primaire évoluent, quelque temps après leur formation, suivant trois voies morphogénétiques : stolon aphylle secondaire à développement immédiat, tige secondaire feuillée, bourgeon quiescent. Nous nous proposons maintenant de vérifier si l'apex du stolon primaire émetteur continue à influencer le développement de ceux de ses rameaux latéraux qui sont engagés dans l'une de ces trois voies.

Cas des stolons aphylles secondaires à développement immédiat. — Il faut noter, tout d'abord, que le stolon secondaire considéré se trouve dans sa première phase de développement, c'est-à-dire qu'il a une vitesse d'élongation d'environ 5 mm/jour.

La décapitation du stolon émetteur provoque, en un temps bref, l'évolution d'un tel stolon secondaire en un stolon de type primaire; ceci se traduit, en particulier, par une accélération de sa vitesse de croissance qui passe de 5 à 20 mm/jour.

Il est donc clair que, dans les conditions naturelles, si les stolons secondaires à développement immédiat échappent, en partie, à l'inhibition qu'exerce sur eux le stolon principal, ils y restent tout de même assez fortement soumis. Ce reste d'inhibition explique leur vitesse d'élongation plus faible et, vraisemblablement aussi, le devenir de leurs propres ramifications, dans les conditions naturelles. Au cours du développement normal, nous l'avons déjà vu, ils arrivent également à se libérer de l'emprise du stolon principal, mais uniquement lorsque les phénomènes d'élongation les ont suffisamment éloignés (environ 2 m) de l'apex du stolon primaire fonctionnel. Ceci montre bien que, de même que l'influence du pied feuillé s'exerce encore sur des apex de stolons primaires très éloignés de lui (plus de 4 m), de même, l'apex du stolon primaire, à son tour, maintient encore son emprise sur ses propres ramifications à des distances assez considérables.

Cas des tiges secondaires feuillées. — On sait déjà que la première manifestation macroscopiquement observable de l'évolution en tige feuillée d'une ramification est le redressement de l'axe en question qui devient orthotrope. Un certain nombre de décapitations ont été réalisées dès l'observation de ce premier signe, d'autres, alors que les rameaux considérés avaient atteint un stade de développement plus avancé. Dans aucun cas, la morphogenèse de la tige feuillée n'a été modifiée par le traumatisme. Ceci revient à dire que la levée d'inhibition ne suffit pas à accélérer la vitesse de croissance d'une ramification engagée dans une morphogenèse de type « tige feuillée ».

Sachant que, chez les Phanérogames, les jeunes feuilles ralentissent l'activité morphogénétique du méristème qui les a mises en place (Bancilhon et Neville, 1966), on a, en plus de la décapitation du stolon principal, supprimé les jeunes ébauches foliaires du pivot secondaire au fur et à mesure de leur formation. Là encore, le schéma morphogénétique de la tige feuillée n'a pu être modifié, bien que la cadence d'étalement des feuilles soit accélérée (une feuille par semaine en moyenne, au lieu d'une feuille toutes les trois semaines chez les témoins).

Pourtant, dans les conditions normales, nous l'avons vu, la tige secondaire feuillée peut, dans de très rares cas, il est vrai, chez l'adulte, et plus fréquemment chez les jeunes plantes cultivées *in vitro,* évoluer en stolon secondaire à élongation rapide, après avoir formé 1 à 3 feuilles.

L'existence de ces cas, jusqu'à présent uniquement spontanée, montre, nous l'avons déjà dit, que le fonctionnement de ces méristèmes sur le mode feuillé, au moins dans certaines conditions, n'est pas acquis d'emblée de manière irréversible, mais apparait, au contraire, avec un aspect quantitatif. Le phénomène est, sous beaucoup d'aspects, comparable à celui mis en évidence chez d'autres végétaux, tant pour leurs ramifications aériennes (rameaux plagiotropes : Bancilhon, 1966) que pour leur système radical (racines plagiotropes : Dyanat-Nejad, 1970).

En l'état actuel des choses, il semble que tous les essais expérimentaux de réversion aient échoué parce que nous ne sommes pas encore parvenus à agir sur le rameau en question à l'instant, certainement très fugace, où cette réversion est possible.

Cas des bourgeons quiescents. — Des décapitations du stolon principal sont pratiquées au-dessus de bourgeons quiescents jeunes, d'une part, et au-dessus de bourgeons quiescents plus âgés, d'autre part. L'âge du bourgeon quiescent est exprimé par la distance (plus ou moins grande) qui le sépare du sommet du stolon principal qui l'a formé.

Dans tous les cas où le bourgeon quiescent n'est pas mort, il se développe en un stolon aphylle de type primaire, une dizaine de jours après le traumatisme, temps constant, indépendant de l'âge du bourgeon (tableau IX).

Les bourgeons quiescents ne manifestent donc pas de dormance et sont bien maintenus latents par l'inhibition corrélative qu'exerce sur eux le stolon principal.

Il convient toutefois de noter qu'une dizaine de jours s'écoulent entre le traumatisme et le début de l'élongation de ces bourgeons, alors que si l'on opère le même traumatisme au-dessus d'un très jeune rameau latéral, dont la nature n'est pas encore discernable, deux jours seulement sont nécessaires pour que le bourgeon en question acquière une élongation de type stolon primaire. On obtient, d'ailleurs, le même résultat si on sectionne l'axe stolon au-dessus d'un rameau aphylle secondaire à développement immédiat.

Le tableau IX résume ces observations.

Il faut remarquer que les méristèmes des ramifications qui fonctionnent rapidement (au bout de 2 jours environ) en stolon de type primaire, après décapitation de l'axe qui les porte, ont déjà une activité de croissance au moment du traumatisme. Par contre, chez les bourgeons quiescents, cette activité est pratiquement nulle. Les 8 jours supplémentaires qui leur sont

Tableau IX. — Temps nécessaire aux divers types de ramifications de stolons aphylles décapités pour acquérir une élongation de type stolon primaire (dans chaque cas il n'est tenu compte que du rameau inséré le plus près de la coupure).

Type de rameau latéral au-dessus duquel est pratiquée la décapitation	Temps (en jours) nécessaire a l'évolution en stolon de type primaire	Nombre de cas observés
Quiescent jeune	10	47
Quiescent âgé	10	37
Secondaire à développement immédiat.	2	50
Bourgeon très jeune indéterminé	2	50

nécessaires pour reprendre leur croissance, correspondent, très vraisemblablement, à une période pendant laquelle les cellules de ces méristèmes reprennent leur activité.

Les expériences précédentes mettent en évidence le rôle de l'apex du stolon primaire sur la morphogenèse de ses rameaux latéraux. Il faut noter, en particulier, une inhibition de leur croissance, qui ne se traduit pas, d'ailleurs, de la même manière pour toutes les ramifications, puisqu'elle permet une élongation journalière de 5 mm aux stolons aphylles secondaires à développement immédiat, alors que les bourgeons quiescents sont maintenus totalement inactifs.

Ce type d'inhibition très forte, bloquant toute activité de croissance dans le méristème latéral pendant un temps au moins, paraît d'ailleurs indispensable, nous l'avons déjà dit, à l'édification des tiges secondaires feuillées. En effet, dans les conditions naturelles, on n'observe jamais de feuille sur un stolon en élongation, même très faible, puisque le schéma morphogénétique de tels axes reste inchangé, dans le cas où on abaisse leur vitesse d'allongement jusqu'à une valeur moyenne de 0,86 mm/jour.

On constate donc que le méristème terminal du stolon initie, sur ses

flancs, des « champs morphogénétiques » et qu'aussitôt que ceux-ci sont organisés en méristèmes caulinaires, il empêche plus ou moins complètement leur croissance. Cette différence dans l'intensité de son action sur des méristèmes latéraux, pourtant équivalents au cours des premiers stades de leur développement, nous a conduit à rechercher une influence possible, émanant d'autres parties du végétal et s'ajoutant à celle précédemment constatée.

Bon nombre de boutures, réalisées selon le protocole déjà décrit, portent, au moment de la mise en culture, une ou, plus rarement, deux jeunes ramifications exogènes, déjà visibles à l'œil nu.

Nous nous sommes alors demandé si l'étude du comportement de ces ramifications latérales ne pourrait pas, par comparaison avec celui de ces mêmes ramifications dans les conditions naturelles, apporter quelques informations sur l'influence que pourrait avoir la tige principale feuillée.

2° Comportement des rameaux latéraux sur les boutures.

Après une période d'inactivité, au moins apparente, légèrement inférieure à celle de l'axe principal, toutes ces ramifications évoluent en tiges feuillées. Cette évolution a lieu aussi bien lorsque l'apex principal se transforme lui-même que lorsqu'il se nécrose.

En outre, une proportion importante de boutures portent aussi, en fin d'expérience, trois ou quatre autres ramifications feuillées, dont on ne pouvait soupçonner l'existence au moment de la mise en culture. Ces rameaux latéraux s'insèrent normalement en alternance sur les deux génératrices organogènes de la face inférieure, le long des 4 ou 5 mm apicaux de la bouture; ils sont simplement très rapprochés entre eux, en raison de l'absence d'élongation du sommet du stolon, dans ces conditions expérimentales. De plus, très souvent, ils ne sont séparés par aucune racine (fig. 21).

Il est possible de repérer, sur un certain nombre de stolons laissés en rapport avec la plante-mère, la zone correspondant à l'insertion de ces rameaux latéraux. Il suffit pour cela de tracer deux traits à l'encre de Chine, l'un à 2 mm environ du sommet du stolon, l'autre 5 mm plus bas. Après une dizaine de jours d'élongation, on peut noter la nature des formations latérales insérées entre les deux traits, distants maintenant, en moyenne, de 50 mm. Les nombres de racines et de rameaux secondaires observés, d'une part dans ces conditions, d'autre part à l'extrémité des boutures dont il vient d'être question, ont été rassemblés dans le tableau X.

On constate en premier lieu que le nombre total des formations latérales est très voisin dans les deux cas (44 pour les stolons en conditions normales et 50 pour les boutures). Or, nous avons vu qu'au moment de la mise en culture le méristème de la bouture cesse toute activité de croissance, en même temps que sa taille diminue, par progression acropète de la différenciation des tissus sous-jacents. Il est peu vraisemblable qu'un méristème, dans cet état, puisse initier plusieurs « champs morphogénétiques ». Les

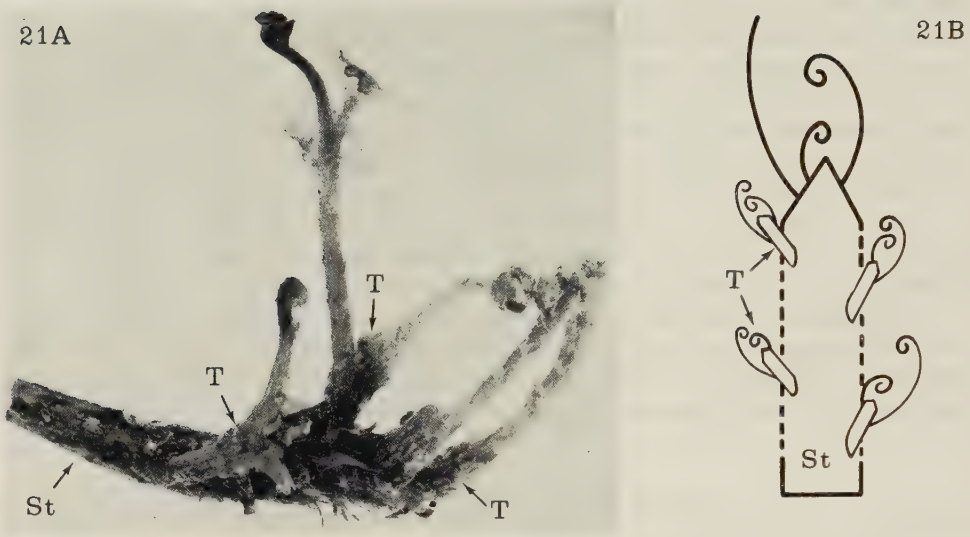


Fig. 21. — Ramifications développées en tiges feuillées, près de l'extrémité d'une bouture de stolon.

A. (× 3).

B. Représentation schématique. *St,* stolon; *T,* tiges feuillées.

Tableau X. — Nature des formations latérales développées dans la région sous-apicale de 10 stolons dans les conditions normales, et de 10 stolons bouturés

	Stolons en rapport avec la plante-mère	Stolons bouturés
Nombre de racines	34	12
Nombre de rameaux	10	38
Total	44	50

ramifications qui se développent à l'extrémité de la bouture correspondent donc, très certainement, pour la plupart, à des « champs morphogénétiques » déjà ébauchés au début de l'expérience. Cela signifie qu'ils sont mis en place très tôt dans l'ontogenèse de stolon, très près de la partie apicale du méristème terminal, et qu'ils sont constitués, au départ, par un très petit nombre de cellules.

De plus, le nombre de rameaux développés dans les conditions normales, le long de la zone en question, est faible (10, tableau X); par contre, sur les boutures, il augmente considérablement (38, tableau X). On peut, nous semble-t-il, valablement se demander si de très nombreux « champs morphogénétiques », qui auraient engendré des racines dans leur contexte normal,

n'évoluent pas en rameaux secondaires, dans les conditions expérimentales.

Une fois de plus apparaît la notion de « champ morphogénétique » *unique* susceptible de construire des organes de nature différente suivant les influences perçues, influences pouvant provenir de diverses parties du végétal.

Bien sûr, la croissance des rameaux latéraux, dans de telles conditions, a lieu sans qu'il y ait de contact avec la tige feuillée, puisqu'ils se développent sur des boutures isolées. Par contre, le méristème principal du stolon est présent même si, pendant une période, il ne manifeste aucune activité de croissance.

Il nous a dès lors semblé que l'on compléterait valablement l'expérience précédente, en étudiant le comportement de ramifications latérales sur des boutures dont on aurait, au préalable, détruit la partie apicale du méristème.

3° Influence de la « zone apicale » du méristème bouturé sur ses ramifications latérales.

Une simple piqûre axiale de l'apex d'une extrémité de stolon bouturé provoque, le plus généralement, une lésion trop importante à laquelle le méristème ne survit pas. Par contre, il est possible de détruire l'initiale-apicale et quelques cellules voisines, c'est-à-dire sensiblement la « zone apicale » (fig. 22), en approchant du sommet de la bouture, dégagé de ses écailles, la pointe d'une aiguille métallique préalablement rougie à la flamme. La mortalité est encore relativement importante. De plus, un certain nombre des boutures qui survivent portent une cicatrice qui témoigne d'un traumatisme latéral et non apical. Finalement, sur une série de 25 boutures traumatisées, 7 seulement, parmi les 12 qui survivent, sont correctement lésées.

Dans les 7 cas, après une période d'arrêt d'une trentaine de jours environ, donc comparable à la période d'arrêt habituelle, les flancs des méristèmes traumatisés forment une couronne de trois à cinq rameaux latéraux qui évoluent d'emblée en rameaux feuillés (fig. 23).

Ainsi donc, alors que le méristème « intact » d'un stolon aphylle bouturé forme des feuilles à sa reprise d'acti-

Fig. 22. — Méristème terminal de stolon aphylle traumatisé (× 100).
c, cicatrice du traumatisme; *P*, parenchyme cortical; *V*, tissu provasculaire.

vité, le même méristème, bouturé après destruction de sa « zone apicale », produit des bourgeons feuillés.

De plus, ces bourgeons, qui naissent évidemment à partir de territoires déjà en place dans l'apex du stolon aphylle avant le traumatisme et le bouturage, sont répartis en couronne tout autour du méristème. Pourtant, dans les conditions naturelles, les ramifications d'un stolon aphylle ne se forment que le long de deux génératrices de la face inférieure. Il semble donc que la destruction de la « zone apicale » du méristème entraîne la

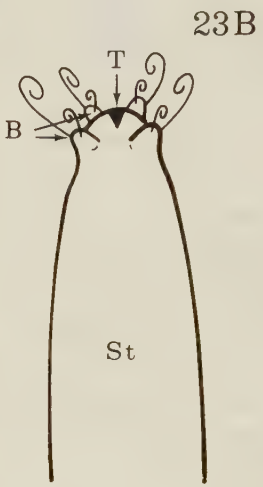


Fig. 23. — Couronne de bourgeons feuillés développés à l'apex d'une bouture de stolon traumatisée.

A. Macrophotographie (× 6).

B. Représentation schématique. *B*, bourgeons feuillés; *St*, stolon; *T*, cicatrice du traumatisme.

perte de la dorsiventralité initiale qui, nous l'avons vu, se maintient pendant un temps au moins, si l'on bouture une extrémité de stolon sans traumatisme.

La partie terminale du méristème apical du stolon aphylle joue donc, sans contestation possible, un rôle organisateur s'exerçant à courte distance, et qui vient s'ajouter à sa forte influence sur ses rameaux latéraux. Ce rôle organisateur de la « zone apicale » fait-il suite à un rôle histogène ? L'expérimentation conduite chez *Nephrolepis biserrata* ne nous a pas permi pour l'instant de répondre à cette question. Des enseignements intéressants pourraient sans doute être tirés d'une étude cytophotométrique comparable à

celles réalisées par d'Amato F. et Avanzi S. (1968) chez *Equisetum arvense*, et par Michaux N. (1971) chez *Pteris cretica* L.

Chez cette dernière espèce l'auteur démontre que 40 % des initiales apicales observées dans des apex de plantes adultes sont endopolyploïdes (8 *C*, 16 *C*), et n'ont donc plus de rôle histogène au niveau de ces méristèmes.

Toutefois, 60 % de ces mêmes cellules contiennent une quantité d'ADN (2 *C*, 4 *C*) parfaitement compatible, comme le note d'ailleurs l'auteur, avec un fonctionnement normal. On peut dès lors se demander si cette endopolyploïdisation n'affecte pas des initiales-apicales appartenant à des méristèmes très âgés dont le fonctionnement cesserait par suite de phénomènes de sénescence comparables à ceux que l'on observe chez de nombreuses Phanérogames. Et ceci d'autant plus, que N. Michaux accorde un rôle histogène, chez la même espèce, aux initiales-apicales des méristèmes terminaux de sporophytes jeunes, qui possèdent toutes un contenu en ADN parfaitement normal.

Quoi qu'il en soit, les apex de stolons aphylles de *Nephrolepis* constituent un matériel qui n'est certainement pas directement comparable avec les apex des individus adultes de *Pteris cretica*. Ce sont, en effet, des rameaux latéraux qui apparaissent avec une cadence assez régulière sur les flancs du méristème de la tige feuillée principale. Leurs initiales-apicales sont donc toujours relativement jeunes lorsqu'ils sont utilisés pour notre expérimentation.

Nous voudrions maintenant essayer de voir si les interactions entre points végétatifs se modifient, lorsque, le degré de ramification augmentant, on passe, par exemple, aux rameaux tertiaires portés par les stolons aphylles secondaires à développement immédiat.

4° Influence du stolon aphylle secondaire sur ses propres rameaux latéraux.

Il s'agit bien sûr ici du stolon aphylle secondaire à développement immédiat, pendant la première phase de sa croissance, phase durant laquelle il reste soumis à la dominance apicale du stolon primaire.

On sait déjà que, pendant cette période, le stolon aphylle secondaire, qui s'allonge en moyenne de 5 mm par jour, ne produit jamais de stolon tertiaire à développement immédiat, mais forme uniquement des bourgeons quiescents et des tiges feuillées dressées en proportions sensiblement égales.

Il est possible de procéder à la décapitation de tels stolons au-dessus d'une de leurs ramifications, encore très jeunes, c'est-à-dire très proches du sommet, ramifications dont on ne peut encore dire si elles évolueront en bourgeon quiescent ou en tige feuillée.

Dans 90 % des cas (45 sur 50 stolons décapités), le rameau latéral considéré se développe, après environ 48 heures, en un stolon de type secondaire à développement immédiat, tout à fait comparable au stolon décapité, s'allongeant par exemple de 5 mm par jour. Dans les 10 % de cas restants, il se

développe en une tige feuillée dressée. Il est donc clair, tout d'abord, que le sommet du stolon aphylle secondaire à développement immédiat, exerce une inhibition sur la croissance de ses propres ramifications, comme l'apex du stolon primaire sur les axes aphylles secondaires qu'il porte. Toutefois, on se souvient que les rameaux latéraux des stolons aphylles secondaires se distinguent des rameaux latéraux des stolons aphylles primaires par deux traits :

— ils n'évoluent jamais spontanément en stolons aphylles à développement immédiat;

— par contre, ils évoluent plus fréquemment en tiges feuillées.

Ceci semble témoigner d'une influence plus forte perçue par ces rameaux latéraux, vraisemblablement due à ce qu'ils sont soumis à la fois à l'action du stolon secondaire qui les porte, et à celle du stolon primaire.

Enfin une décapitation du même type que celle dont il vient d'être question, mais pratiquée sur des stolons primaires, provoquait l'évolution de la ramification considérée en stolons aphylles dans 100 % des cas. Ces différences de comportement de certains rameaux, tant dans les conditions naturelles qu'expérimentales, traduisent, selon toute vraisemblance, le fait qu'ils sont sous la dépendance d'actions corrélatives diverses, émanant des différentes parties du végétal et dont les effets peuvent s'additionner.

5° Conclusions sur l'étude des formations latérales des stolons.

Les observations qui précèdent, et qui ont trait à l'étude du déterminisme de la nature des formations latérales, méritent maintenant d'être quelque peu discutées.

Au début de l'étude expérimentale, nous avons pu mettre en évidence une influence de la tige principale, essentiellement d'ailleurs de ses feuilles étalées, sur les stolons de *Nephrolepis,* constituant un système plagiotrope.

Il apparaît, en effet, que sous cette influence certains de ces axes ont une vitesse d'élongation élevée et sont rigoureusement dépourvus de feuilles.

D'un autre côté, à l'intérieur du système stolon proprement dit, un certain nombre d'interactions peuvent facilement être révélées. C'est ainsi, par exemple, que l'apex du stolon aphylle primaire maintient, pendant un temps au moins, ses différents rameaux latéraux sous sa dominance apicale, en particulier en empêchant plus ou moins complètement leur croissance.

On assiste donc, chez *Nephrolepis biserrata,* au niveau du système stolon, à l'expression de diverses influences, le plus souvent antagonistes, émanant des différentes parties du végétal. Entre ces influences, doit s'établir un équilibre susceptible de quelques variations.

L'aspect antagoniste des diverses actions des portions différentes du végétal aboutit à une distribution, le long de l'organe émetteur, des diverses structures (stolons aphylles, tiges feuillées, bourgeons quiescents) qui pourrait sembler être due au hasard. En réalité cette apparence doit provenir

du fait que les limites des intervalles des différents équilibres sont très proches.

Ces influences multiples se font particulièrement sentir sur les ramifications tertiaires. Celles-ci, en effet, peuvent être portées soit par un stolon aphylle secondaire à développement immédiat, soit par une tige secondaire feuillée.

Dans le premier cas, le ralentissement de croissance imposé aux rameaux tertiaires par l'apex du stolon émetteur s'ajoute à l'influence, inhibitrice aussi, du sommet du stolon principal. Intensément freinés, les rameaux latéraux du stolon secondaire n'évoluent jamais en axes aphylles à élongation rapide. L'équilibre se trouve dans la zone où il ne permet la formation que de rameaux feuillés ou de bourgeons quiescents.

Dans le deuxième cas, par contre, l'action inhibitrice du sommet du stolon principal se révèle sans effet sur les rameaux tertiaires, vraisemblablement par suite de la présence de la tige feuillée. Les rameaux tertiaires se développent tous, dans ce cas-là, en stolons aphylles à élongation très rapide. L'équilibre est ici tel que tous les axes produits par le rameau latéral poussent vite.

Toutefois, ces actions antagonistes ne sont pas les seules responsables de la morphogenèse chez *Nephrolepis*. Le méristème terminal d'un axe considéré, une fois engagé, et le plus souvent maintenu, dans une voie morphogénétique déterminée, prend sur lui certaines responsabilités.

Comme nous le savons, lorsqu'on bouture le sommet du stolon aphylle, après un arrêt de croissance d'une vingtaine de jours, l'activité reprend et le méristème élabore des feuilles à partir de ses flancs. Mais si, au moment du bouturage, on détruit la partie apicale du méristème en appliquant l'extrémité d'une aiguille préalablement chauffée au rouge, dans tous les cas où le péristème ne meurt pas, il se forme, autour de la cicatrice, une couronne de 3 à 5 bourgeons qui évoluent rapidement en tiges feuillées.

Avant de discuter ce résultat, nous voudrions le comparer à ceux obtenus après des expériences de même type réalisées tant chez des Cryptogames vasculaires que chez des Phanérogames.

A notre connaissance, à propos des premiers, seules deux expériences de destruction de la zone apicale chez d'autres Filicinées sont mentionnées dans la littérature.

Le premier cas concerne *Dryopteris aristata* Druce (Wardlaw, 1952, p. 403-404). L'initiale apicale et un très petit nombre de cellules voisines du méristème de la tige feuillée sont détruites par une micropiqûre. Ce méristème, sans aucun arrêt de l'organogenèse, continue à étaler des feuilles, en ordre phyllotaxique normal, jusqu'à son épuisement, qui résulte de la destruction de l'initiale apicale édificatrice, dont l'absence ne permet pas le renouvellement des cellules qui le constituent.

Osmunda claytoniana L. est la seconde Filicinée qui ait fait l'objet de ce type d'expérience (Kuehnert et Mikshe, 1964). La partie apicale axiale du méristème de la tige feuillée est détruite par un faisceau étroit de deu-

térons. Après un arrêt de croissance d'environ trois semaines, un nouveau méristème se réorganise dans les flancs du méristème initial. L'organogenèse reprend, à partir du nouveau méristème qui se met à former des feuilles. Il faut noter que, dans cette deuxième expérience, la lésion apicale paraît plus importante que celle provoquée par Wardlaw chez *Dryopteris aristata*.

Des comportements aussi différents paraissent troublants *a priori*. En réalité, si l'on examine les résultats d'expériences comparables réalisées chez les Angiospermes, où le méristème ne possède jamais une initiale apicale unique bien individualisée, l'ensemble des faits devient cohérent.

Les travaux de Soma (1958) et Ball (1950), ainsi que ceux de Snow et Snow (1955) et de Loiseau (1959) sur le méristème végétatif de diverses dicotylédones, fournissent deux données importantes :

— une lésion, axiale ou latérale, d'étendue limitée (quelques cellules) ne modifie en rien le fonctionnement du méristème traumatisé qui poursuit son organogenèse sans aucun temps d'arrêt;

— une lésion, axiale ou latérale, plus importante (nombreuses cellules) provoque un arrêt de fonctionnement du méristème traumatisé, suivi de la réorganisation, à partir des régions conservées, de un ou plusieurs méristèmes qui prennent le relais de l'organogenèse. On aboutit donc, dans ce deuxième cas, à un résultat comparable à celui obtenu après une ou plusieurs incisions verticales qui dissocient le méristème traumatisé, en un certain nombre de parties, dont chacune reconstitue un méristème entier. Ces différents méristèmes pouvant d'ailleurs se souder plus ou moins par la base, et engendrer une tige fasciée.

Dans le cas d'une lésion peu importante, l'intégrité du méristème n'est pas rompue. Les quelques cellules de la zone initiale détruites par le traumatisme sont aussitôt remplacées par leurs voisines, sans que le fonctionnement de l'ensemble soit altéré. C'est une réponse tout à fait comparable qui est obtenue par Wardlaw avec *Dryopteris*, à ceci près que, chez la Filicinée, la cellule, ou la zone, qui alimente le méristème en nouvelles cellules (apicale et quelques cellules voisines), étant entièrement détruite, la fonction édificatrice du méristème cesse, ce qui lui confère un caractère défini, comme l'a d'ailleurs souligné Wardlaw. Dans ce cas, des formations latérales sont initiées et se développent, jusqu'à épuisement du matériel méristématique.

Au contraire, dans le cas d'une lésion plus importante, le méristème n'est plus capable de fonctionner comme un tout intégré. Ses deux rôles (édificateur et organisateur) cessent définitivement, tandis que se mettent en place, à partir des territoires conservés, un ou plusieurs méristèmes de remplacement. C'est ce deuxième type de réponse que Kuehnert et Miksche ont mis en évidence chez *Osmunda claytoniana*.

Les résultats obtenus en traumatisant les boutures de stolons aphylles de *Nephrolepis biserrata* paraissent être du même ordre et doivent, à notre avis, s'interpréter d'une manière identique. La destruction de la partie terminale du méristème provoque une désintégration de ce dernier, qui ne peut

plus « organiser » son fonctionnement et régénère des apex de remplacement.

La confirmation du rôle organisateur du méristème des stolons est encore soulignée par une constatation supplémentaire.

Nous l'avons vu, les méristèmes de ces stolons bouturés sans traumatisme conservent leur polarité dorsiventrale au moment de la reprise d'activité, puisque la première feuille formée apparaît, dans l'immense majorité des cas, sur leur face inférieure.

Par contre, bien que les méristèmes de remplacement, obtenus sur les boutures traumatisées, naissent à partir de territoires déjà en place avant le traumatisme, ils s'insèrent, dans tous les cas, en couronne, tout autour du méristème initial. La polarité dorsiventrale de ce dernier a donc disparu avant la reprise d'activité.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Arrivé au terme de l'exposé des observations que nous avons faites concernant la morphologie et la morphogenèse de *Nephrolepis biserrata* (Sw.) Schott., nous nous attacherons, en guise de conclusion, à regrouper les principales acquisitions dont nous avons discuté la validité, en nous appuyant sur des résultats expérimentaux. Ces acquisitions concernent évidemment, au premier chef, les Filicinées, mais un certain nombre d'entre elles ont une portée plus générale, pouvant s'étendre à l'ensemble des végétaux vasculaires. Ceci n'est évidemment pas pour nous surprendre, compte tenu de la position phylogénétique des fougères dans l'histoire de l'évolution des plantes et, de ce fait, des arguments qu'elles peuvent fournir pour l'explication des formes des organes de végétaux plus évolués.

Le premier groupe de remarques concerne le polymorphisme des tiges de *Nephrolepis biserrata*.

En effet, chez cette espèce, outre les distinctions classiques entre tiges, feuilles et racines, on peut reconnaître, à l'intérieur du premier groupe de ces organes, une grande diversification, seul exemple, à notre connaissance du moins, chez les Filicinées, voire chez les Cryptogames vasculaires vivantes. Cette diversification se traduit par l'existence, outre des tiges feuillées « typiques », de diverses catégories de stolons aphylles, caractérisées par une élongation plus ou moins rapide et par la nature de leurs rameaux latéraux. Le changement de nature des divers axes, sur la plante entière, se produit, le plus souvent, à l'occasion des diverses ramifications. La tige principale feuillée et orthotrope produit des rameaux latéraux : les stolons, aphylles et plagiotropes. Ces derniers, à leur tour, émettent des axes pouvant évoluer dans trois voies différentes : des stolons aphylles secondaires (très proches des stolons primaires), des tiges feuillées et des bourgeons quiescents. Cet appareil végétatif est donc arrivé à un stade de

complexité comparable à celui que l'on rencontre chez certaines Angiospermes.

Notre analyse a contribué à la compréhension de certains éléments du déterminisme de ce polymorphisme, en particulier du fonctionnement dans le type stolon aphylle. Des interactions interviennent pour cela entre les différentes portions du végétal.

Ainsi, à l'intérieur même du système stolon, un ensemble de corrélations d'inhibition peut être mis en évidence. Par exemple, l'apex du stolon primaire exerce un contrôle sur les ramifications produites par cet axe, en particulier en inhibant plus ou moins complètement et plus ou moins longuement leur croissance.

Mais, en outre, nous avons pu montrer que l'élongation rapide et l'état aphylle des stolons, tant primaires que secondaires, sont dus à une influence émanant des feuilles étalées de la tige principale : ces dernières exercent une action favorable à la croissance des stolons. Une seule feuille suffit, d'ailleurs, pour que s'exerce pleinement cette action. Une telle constatation permet de penser que les phénomènes de nutrition ne sont pas seuls responsables de l'élongation rapide et de l'état aphylle des stolons de *Nephrolepis,* puisque, en diminuant considérablement la masse des feuilles intervenant dans la photosynthèse, on ne modifie pas le mode de développement des stolons, ni leur rythme de croissance.

Du point de vue des corrélations, l'appareil végétatif de *Nephrolepis biserrata* est donc le siège d'un ensemble d'influences pouvant être antagonistes, qui créent des équilibres dont les variations peuvent déterminer la nature des divers rameaux du système.

Nous avons précisé expérimentalement l'existence des conditions de la contrainte exercée par l'axe feuillé sur le stolon pour le maintien dans le fonctionnement de type aphylle.

Chez cette espèce, le système de contrôle par les feuilles de l'axe dressé est nécessaire pour que le développement et la croissance des rameaux latéraux en stolons soient une réalité. Notons qu'il n'en est pas de même chez toutes les plantes supérieures construites sur ce schéma. Ainsi connaît-on des cas où l'orientation du rameau latéral dans un système de fonctionnement déterminé est donné, une fois pour toutes, par un système directeur réduit (méristème terminal) dans les jeunes stades de l'ontogenèse, et ne se modifie pas lorsqu'on perturbe les corrélations normales (*Phyllanthus amarus* Schum. et Thonn., *P. niruri* L. Bancilhon, 1969).

Cette contrainte chez le *Nephrolepis* s'exerce à de grandes distances. Ainsi des apex de stolons situés à plus de quatre mètres de la tige contraignante sont encore maintenus à l'état aphylle. Si l'on connaissait déjà des exemples d'inhibition de croissance s'exerçant entre des méristèmes très éloignés les uns des autres (*Anthocleista,* Nozeran, 1956), c'est par contre la première fois, à notre connaissance, que l'on met en évidence une corrélation à incidence morphogène s'exerçant à de pareilles distances.

L'état aphylle du stolon résulte donc d'une contrainte émanant de la

tige feuillée et exige, pour se maintenir, l'action permanente de cette contrainte. En conséquence, tout fragment comportant l'apex du stolon, séparé de la plante-mère et bouturé dans des conditions permettant sa survie, modifie son fonctionnement et se transforme en tige feuillée.

Cette transformation s'accompagne d'un arrêt brutal et complet de la multiplication cellulaire dans le méristème. En effet, immédiatement après le bouturage et pendant une vingtaine de jours, on ne relève aucune figure mitotique dans les apex en expérience, alors qu'elles sont nombreuses dans les méristèmes apicaux des témoins. Lorsque les mitoses reprennent, les apex concernés fonctionnent sur un mode nouveau, puisqu'ils forment des feuilles. On est tenté de rapprocher ce fait d'une observation de M. Champagnat (1965), réalisée lors de la mise en culture de sommets végétatifs isolés de *Cymbidium* (Orchidée). Ces apex, en effet, cessent de fonctionner pendant un temps, vraisemblablement du fait de l'arrêt des mitoses, puis reprennent leur activité, mais sur de nouvelles bases (leur phyllotaxie en particulier est modifiée).

Il est possible que, chez *Nephrolepis biserrata,* la contrainte exercée par les feuilles étalées de la tige, agisse sur la cadence de la multiplication cellulaire dans les méristèmes des stolons, celle-ci ayant une influence directe sur leur propre vitesse d'élongation qui est grande aussi longtemps qu'ils restent rattachés à la tige mère feuillée. L'état aphylle serait, lui, une conséquence de cette rapidité de croissance, et donc indirectement de la cadence de multiplication cellulaire. Nous avons déjà formulé cette hypothèse antérieurement (Espagnac, 1960) à propos de la morphogenèse de l'appareil végétatif de *Pteridium aquilinum* L. Kuhn. Il a malheureusement été impossible jusqu'à présent d'apporter une confirmation expérimentale, par exemple en provoquant une accélération de l'élongation d'extrémités de stolons préalablement transformées par le bouturage.

Pendant la période de paresse mitotique des méristèmes de stolons bouturés, les cellules de leur base se différencient *in situ,* ceci ayant pour conséquence une réduction de la taille de ces méristèmes. Tout se passe, en quelque sorte, comme si seules subsistaient à l'état méristématique les cellules qui n'étaient pas encore engagées dans une voie morphogénétique déterminée. Le méristème résiduel, présent au moment de la reprise de fonctionnement, représenterait alors le méristème au sens strict de ces stolons de *Nephrolepis.*

Le passage au fonctionnement feuillé des méristèmes de stolons ayant subi un bouturage s'accompagne aussi d'un certain rajeunissement. En effet, même prélevés sur une plante adulte, ils engendrent à leur reprise d'activité une tige feuillée dont l'organisation, avec ses feuilles à limbe simple et ses stolons insérés chacun en arrière d'une feuille, est superposable à celle du jeune sporophyte issu de l'œuf. Peut-être peut-on rapprocher ce fait du comportement des rameaux courts (brachyblastes) du genre *Pinus,* lors de leur transformation en rameaux longs (auxiblastes). On sait, en effet, qu'il est possible de provoquer expérimentalement cette transformation en section-

nant un rameau long au-dessus du point d'insertion de jeunes rameaux courts non encore arrêtés dans leur fonctionnement par inhibition corrélative. Le passage, pour ces axes, du premier type de fonctionnement (rameau court) au second (rameau long) est marqué par la production de feuilles linéaires chlorophylliennes, comparables à celles que porte la tige dressée du jeune sporophyte issu de la graine.

Le deuxième groupe de remarques a trait, d'une manière plus générale, au polymorphisme du comportement des différents méristèmes produits par le stolon. Il s'agit, ici, non seulement de méristèmes de tiges mais aussi de méristèmes de racines.

On peut en effet, mettre en évidence, plus spécialement dans les premiers stades du développement du sporophyte, et aussi au niveau des stolons, une permutabilité des organes tels que racines et tiges latérales. Ainsi un méristème peut-il, suivant les conditions corrélatives dans lesquelles il est placé, donner soit une racine soit une tige.

Ce n'est pas la première fois qu'un tel type de comportement est observé. On connaît, en effet, le cas des Selaginelles dont le rhizophore peut être remplacé par un rameau feuillé. Ce phénomène se produit spontanément en certains points de l'appareil végétatif d'espèces comme *Selaginella willdenowii* ou bien peut être le résultat d'un processus expérimental modifiant le système des corrélations internes (section des axes principaux feuillés) chez d'autres espèces (*S. grandis* Moore, Williams, 1931; *S. kraussiana* A. Br. et *S. uncinata* Spring, Codron, 1967).

Toujours chez les Cryptogames Vasculaires, dans le groupe des Filicinées, la possibilité de permutabilité entre feuille et rameau latéral paraît incontestable (Wardlaw, 1950; Steeves, 1961). Wardlaw, en effet, a obtenu la transformation en tige feuillées de jeunes ébauches de feuilles en isolant ces dernières par des incisions profondes de l'apex caulinaire producteur. Steeves, perfectionnant la technique, obtient le même résultat en bouturant sur un milieu adéquat de jeunes initiums de feuilles prélevés sur le point végétatif d'une autre espèce : *Osmunda cinnamomea* L. L'observation du développement de plantes telles que *Pteridium aquilinum* ou *Dicranopteris linearis* (Burn.) Und. vient encore à l'appui de ces résultats. Chez *Pteridium* (Espagnac, 1960), en effet, les formations latérales des rameaux courts, maintenues longuement en contact avec le méristème caulinaire qui les produit, par suite de la lenteur d'élongation qui caractérise ces tiges, se développent en feuilles. Par contre, sur les rameaux longs dont l'allongement rapide sépare très tôt les ébauches latérales du méristème terminal formateur, ces dernières se développent en rameaux. Chez *Dicranopteris linearis* (Espagnac et Lück, 1970), le rhizome principal longuement rampant produit avec une cadence régulière, le long d'une génératrice dorsale, des ébauches latérales qui évoluent, suivant une alternance rigoureuse, en feuilles et en tiges secondaires. On a pu mettre en évidence chez cette espèce une relation précise entre le mode d'élongation des divers entre-nœuds et la nature (feuille ou tige secondaire) de l'organe terminant chacun d'eux.

En effet, si l'élongation de l'entre-nœud débute en avant de la jeune ébauche qui le délimite, celle-ci, échappant à l'influence de l'apex principal, évolue en une tige secondaire. Au contraire, si l'élongation de l'entre-nœud a lieu tout d'abord en arrière de la jeune ébauche, cette dernière, maintenue plus longtemps en contact avec le méristème principal, se développe en une feuille.

Les Cryptogames vasculaires ne sont pas les seuls végétaux chez lesquels de tels phénomènes de permutabilité ont pu être décelés. En ce qui concerne les végétaux supérieurs, Pellegrini (1961) a réussi à provoquer le développement en rameaux de très jeunes initiums foliaires de *Phaseolus vulgaris* L. en rompant les corrélations normales de la plante entière. Champagnat M., Ballade P. et Porte J. (1967) ont pu provoquer expérimentalement chez *Nasturtium officinale* R. Br., le développement en bourgeons d'organes déjà plus ou moins engagés dans une morphogenèse de type racinaire.

Ainsi, suivant les conditions internes dans lesquelles il est placé, un méristème peut évoluer de différentes manières. On en arrive donc à la notion de « champ morphogénétique pluripotentiel » conçu comme une zone s'individualisant dans un méristème, et susceptible d'engendrer des organes de nature diverse, suivant les influences perçues au début de leur développement.

Depuis les travaux de Steeves (1961) sur *Osmunda cinnamomea,* on peut penser que, chez les Cryptogames vasculaires, la nature d'un organe est déterminée de façon irréversible aussitôt que son initiale apicale est formée. Chez *Osmunda,* en effet, des primordiums foliaires isolés et bouturés en conditions contrôlées se développent en axes feuillés si leur initiale n'était pas encore formée au moment du bouturage. Dans le cas contraire, leur devenir foliaire n'est pas modifié par les conditions expérimentales. A l'apex des stolons de *Nephrolepis biserrata,* l'individualisation d'un « champ morphogénétique » débute toujours de la même manière, mais la formation de l'initiale apicale qui va présider au fonctionnement du nouveau méristème peut avoir lieu soit en surface, dans une cellule épidermique, soit légèrement en profondeur, dans une cellule de la troisième ou quatrième assise sous l'épiderme. Dans le premier cas, le « champ morphogénétique » évoluera en un rameau secondaire, dans le second, il engendrera une racine. Le laps de temps qui sépare les premières mitoses manifestant l'apparition d'un « champ morphogénétique », de la formation au niveau de ce champ de l'initiale apicale secondaire, représente vraisemblablement le stade durant lequel ce champ est encore indéterminé, c'est-à-dire pluripotentiel. Il n'existe malheureusement, à l'heure actuelle, aucune indication sérieuse, chez *Nephrolepis biserrata* au moins, sur le stimulus qui déclenche la formation de cette nouvelle apicale.

Il ne faut pas confondre cette notion de pluripotentialité du « champ morphogénétique » avec la capacité que manifestent certains de ces champs de produire plusieurs organes concurremment. On peut penser en effet, à la

lumière d'observations réalisées sur *Olea europaea* L. (Espagnac et Neville, 1970), que, chez certaines Angiospermes au moins, le « champ morphogénétique » est de nature complexe : la partie abaxiale du champ se développe en une feuille, alors que la partie adaxiale est réservée à la formation d'un ou plusieurs rameaux. Souvent d'ailleurs la croissance de cette dernière partie est plus ou moins différée, dans le cas par exemple des plantes à bourgeons axillaires latents. On peut dès lors penser que cette latence atteint son maximum chez des plantes, telles *Linum usitatissimum* L., à aisselles foliaires normalement vides. En effet, si l'on bouture des nœuds isolés de cette espèce, on provoque la formation de bourgeons axillaires (Champagnat M., Culem C., Quiquempois J., 1963). Les cellules de l'aisselle foliaire qui, dans le système des corrélations normales de la plante entière, voyaient certaines de leurs potentialités totalement masquées, se révèlent capables de s'organiser en un méristème caulinaire dans les conditions expérimentales décrites.

Il semble dès lors intéressant de rapprocher de cette situation celle que l'on peut observer chez une Filicinée tropicale dont nous avons déjà décrit antérieurement l'appareil végétatif (Espagnac, 1963). *Cyclosorus striatus* (Schumach.) Cop., en effet, est constitué normalement par un rhizome rampant, à développement dichotomique, portant des feuilles à aisselles vides, insérées sur trois génératrices réparties autour de l'axe. Dans les conditions normales donc, certains « champs morphogénétiques » se développent en feuilles, tandis que d'autres, moins nombreux, engendrent les rameaux du système. Il est possible de modifier expérimentalement cet état. Si on sectionne l'apex d'un certain nombre de rameaux sur un individu de cette espèce, on provoque la néoformation et le développement de bourgeons, justement à l'aisselle des feuilles. On provoque donc ainsi la formation d'un système caulinaire à ramification axillaire comparable à ce que l'on observe le plus fréquemment chez les Angiospermes. Tout se passe, en quelque sorte, comme si, au cours de la morphogenèse normale chez *Cyclosorus striatus*, l'apex du rhizome initiait des « champs morphogénétiques » dont une partie seulement se développerait pour former une feuille. L'autre partie, normalement inerte, serait toutefois susceptible d'engendrer un rameau de remplacement en cas de traumatisme. On pourrait considérer ce cas comme une des premières manifestations au cours de la phylogenèse, du « champ morphogénétique » tel qu'il existe chez les végétaux les plus évolués. Ces parties plus ou moins quiescentes des « champs morphogénétiques » peuvent être rapprochées, selon toute vraisemblance, des « detached meristems » d'*Onoclea sensibilis* et *Matteuccia struthiopteris* Tod. (Wardlaw, 1943 *a* et *b*).

Quoi qu'il en soit, il n'en reste pas moins vrai que la nature profonde du stimulus qui déclenche l'individualisation sur le flanc d'un méristème caulinaire, d'un « champ morphogénétique », quelle que soit la nature de l'organe qu'il engendrera (feuille, rameau, racine ou complexe feuille-rameau), demeure totalement inconnue.

L'ensemble des phénomènes qui précèdent a été envisagé essentiellement du point de vue des corrélations internes. Il ne faut toutefois pas oublier que certains facteurs externes peuvent avoir une influence sur la morphogenèse de *Nephrolepis biserrata*. Racines et rameaux secondaires, par exemple, ne se développent pas sur la face supérieure des stolons exposés à la lumière, alors qu'à l'obscurité les deux faces, supérieure et inférieure, portent des formations latérales.

Ainsi avons nous pu mettre en évidence un certain nombre de facteurs, essentiellement internes, contrôlant le développement de *Nephrolepis biserrata*. Bien que cette analyse ait permis de mieux comprendre le déterminisme de quelques structures, nous ne sommes pas arrivés au terme de nos recherches. Mais d'ores et déjà les résultats obtenus fournissent des bases qui devraient permettre d'approfondir certains aspects de son fonctionnement morphogénétique.

Remerciements

Au seuil de cet exposé, il m'est particulièrement agréable de remercier avec beaucoup de sincérité tous ceux qui, de près ou de loin, m'ont aidé à la réalisation de ce travail.

C'est, tout d'abord, avec une vive émotion que j'évoquerai M. le Professeur L. Emberger dont l'enseignement, particulièrement attachant, m'a orienté vers la Biologie végétale.

A M. le Professeur R. Nozeran, qui a dirigé ce travail de bout en bout, me prodiguant sans cesse conseils et encouragements, je ne pourrai jamais dire, avec de simples mots, toute ma reconnaissance.

Que M. le Professeur C. Sauvage qui, avec une amabilité rassurante, a toujours répondu à mes nombreuses sollicitations, trouve ici, l'expression de ma profonde gratitude.

M. le Professeur L. Grambast, m'a hébergé dans son laboratoire, je l'en remercie vivement.

Je tiens aussi à exprimer mes remerciements très respectueux à M. le Professeur Champagnat, ainsi qu'à M^me^ le Professeur Hurel-Py qui m'ont fait l'honneur, avec MM. Nozeran et Sauvage, d'accepter de juger ce travail.

La Direction Générale du C.N.R.S. a grandement simplifié ma tâche, en particulier, par des subventions qui m'ont permis d'enrichissants séjours en Côte-d'Ivoire; je lui exprime ici tous mes remerciements.

M. le Professeur Camus, Directeur Général de l'O.R.S.T.O.M., en facilitant mes stages en Côte-d'Ivoire, a mérité lui aussi ma respectueuse reconnaissance.

Que MM. les Professeurs Mangenot et Bouchardeau qui m'ont accueilli à l'I.D.E.R.T. d'Adiopodoumé, avec une très grande amabilité, trouvent ici l'expression de ma sincère gratitude.

Enfin je voudrais souligner tout ce que je dois à certains collègues et amis, de Montpellier, d'Orsay, ou d'Adiopodoumé, qui m'ont généreusement aidé dans la réalisation de ce travail : MM. P. Neville, J. Roux, M^lle^ L. Bancilhon, MM. J. L. Bompar, F. Hallé, H. B. Luck, J. Bertrand, Benoit, Fort, Richard, M^me^ Neveu..., et bien d'autres encore.

BIBLIOGRAPHIE

Ballade (P.), 1968. — Caulogenèse apicale sur les jeunes racines axillaires du Cresson (*Nasturtium officinale* R. Br.). *Bull. Soc. bot. Fr., Mém.* 1968, *115*, 250-258.

Ball (E.), 1952. — Morphogenesis of shoots after isolation of the shoot apex of *Lupinus albus* L. *Amer. J. Bot., 39*, 167-191.

Bancilhon (L.), 1965. — Sur la mise en évidence d'un rôle « organisateur » du méristème apical de l'axe orthotrope de *Phyllanthus. C. R. Ac. Sci.* (Paris), *260*, 5327-5429. — 1966. Mise en évidence de gradients de différenciation lors du développement végétatif de *Phyllanthus amarus* Schum. et Thoun. (Euphorbiacées). *C. R. Ac. Sci. (Paris), 262*, 1228-1231. — 1969. Etude expérimentale de la morphogenèse et plus spécialement de la floraison d'un groupe de *Phyllanthus* (Euphorbiacées) à rameaux dimorphes. *Ann. Sci. nat., Bot.* (12e s.), *10*, 127-224.

Bancilhon (L.) et Neville (P.), 1966. — Action régulatrice des jeunes organes latéraux à rôle assimilateur sur l'activité du méristème de la tige principale chez *Phyllanthus distichus* Mull. Arg. et *Gleditsia triacanthos* L. *C. R. Ac. Sci.* (Paris), *263*, 1830-1833.

Buvat (R.), 1952. — Structure, évolution et fonctionnement du méristème apical de quelques Dicotylédones. *Ann. Sci. nat., Biol.* (11e s.), *13*, 199-300.

Champagnat (M.), Ballade (P.) et Porte (J.), 1967. — Introduction à l'étude expérimentale de l'organogenèse axillaire du Cresson (*Nasturtium officinale* R. Br.). *Bull. Soc. bot. Fr.*, Mém., 109-118.

Champagnat (M.), Culem (C.) et Quiquempois (J.), 1963. — Aisselles vides et bourgeonnement axillaire épidermique chez *Linum usitatissimum* L. *Bull. Soc. bot. Fr., 110*, 122-138.

Champagnat (M.) et Blatteron (S.), 1966. — Ontogenèse des organes axillaires du Cresson (*Nasturtium officinale* R. Br.). *Rev. Gén. Bot., 73*, 85-102.

Codron (D.), 1967. — Analyse expérimentale de la valeur morphologique du rhizophore de deux Sélaginelles (*S. kraussiana* A. Br., *S. uncinata* Spring). D.E.S., Fac. Sci. Orsay.

Cutter (E. G.), 1954. — Experimental induction of Buds from Fern leaf primordia. *Nature*, London, CLXXII, 440.

D'Amato (F.) et Avanzi (S.), 1968. — The shoot apical cell of *Equisetum arvense*, a quiescent cell. *Caryologia, 21*, 82-89.

Dyanat-Nejad (H.), 1970. — Contrôle de la plagiotropie des racines latérales chez *Theobroma cacao* L. *Bull. Soc. bot. Fr.*, Mém., 183-192. — 1971. Nombre et tropisme des racines néoformées expérimentalement dans l'appareil souterrain du cacaoyer (*Theobroma cacao* L.). *Bull. Soc. bot. Fr.*, Mémoires, p. 109-123.

Dyanat-Nejad (H.) et Neville (P.), 1970 *a*. — Variation du nombre de faisceaux dans la racine principale du cacaoyer (*Theobroma cacao* L.) *(à paraître)*. — 1970 *b*. Etude sur le mode d'action du méristème radical orthotrope dans le contrôle de la plagiotropie des racines latérales chez *Theobroma cacao* L. *(à paraître)*.

Elfving (F.), 1880. — Ueber einige horizontalwachsende Rhizome. *Arb. Bot. Inst. Würzburg.*, 2, 489-494.

Esau (K.), 1965. — Vascular differentiation in plants. *Holt, Rinehart and Winston*, New York.

Espagnac (H.), 1960. — A propos de l'appareil végétatif de *Pteridium aquilinum* L. Kuhn. *Naturalia monspeliensia, 12*, 19-25. — 1963. — Observations sur l'appareil végétatif des fougères leptosporangiées de Côte-d'Ivoire. *Naturalia monspeliensia, 15*, 73-82. — 1965. Transformation expérimentale du fonctionnement du méristème terminal des stolons chez *Nephrolepis exaltata* Schott. *C. R. Ac. Sci.* (Paris), *260*, 5330-5331. — 1969. Etude morphologique de l'appareil végétatif d'une Filicinée à rameaux polymorphes : *Nephrolepis biserrata* (Sw.) Schott. *Naturalia monspeliensia, 20*, 95-105.

ESPAGNAC (H.) et LÜCK (H. B.), 1970. — Sur un phénomène rythmique dans le développement du rhizome de *Dicranopteris linearis* (Burm.). Und. *Bull. Soc. bot. Fr., 117,* 97-101.

ESPAGNAC (H.) et NEVILLE (P.), 1969. — Feuilles et aisselles doubles chez *Olea europæa* L. *Bull. Soc. Bot. Fr., 116,* 57-70.

GOTTLIEB (J. E.), 1968. — Development of the Bracken fern, *Pteridium aquilinum* L. Kuhn. I. General morphology of the sporeling. *Phytomorphology, 8,* 184-194.

GOTTLIEB (J. E.) et STEEVES (T. A.), 1961. — Development of the Bracken fern, *Pteridium aquilinum* L. Kuhn. III. Ontogenetic changes in the shoot apex and the pattern of differentiation. *Phytomorphology, 11,* 230-242. — 1965. Experimental control of the shoot system in sporeling of *Pteridium aquilinum. Amer. J. Bot., 52,* 359-368.

HALLE (F.), 1966. — Etude de la ramification du tronc chez quelques fougères arborescentes. *Adansonia,* n. s., *6,* 405-424.

HEIMSCH (C.), 1951. — Development of vascular tissue in barley roots. *Amer. J. Bot., 38,* 523-537.

KUEHNERT (C. C.) et MIKSCHE (J. P.), 1964. — Application of the 22.5 MeV deuteron microbeam to the study of morphogenetic problems within the shoot apex of *Osmunda claytoniana. Amer. J. Bot., 51,* 743-747.

LOISEAU (J. E.), 1959. — Observations et expérimentation sur la phyllotaxie et le fonctionnement du sommet végétatif chez quelques Balsaminacées. *Ann. Sci. nat., Bot.,* (11e s.), *20,* 1-214.

MICHAUX (N.), 1968. — Etude cytologique du méristème apical du *Pteris cretica* L. *C. R. Ac. Sci. (Paris), 267,* 1442-1444.

MICHAUX (N.), 1971. — Structure et fonctionnement du méristème apical du *Pteris cretica* L. *Ann. Sc. nat., Bot.* (12e sér.), *12,* 17-125 et 147-188.

NEVILLE (P.), 1958. — Contribution à l'étude de quelques types de rameaux de *Gleditschia triacanthos. Naturalia monspeliensia, 10,* 43-71.

NOZERAN (R.), 1956. — Sur la structure des épines et des bourgeons dormants d'*Anthocleista nobilis* G. Don. *Naturalia monspeliensia, 8,* 167-175.

NOZERAN (R.), BANCILHON (L.) et NEVILLE (P.), 1971. — Intervention de corrélations internes dans la morphologie des végétaux supérieurs. *Advances in Morphogenesis, 9,* 1-66.

PELLEGRINI (O.), 1961. — Modificazione delle prospettive morfogenetiche in primordi fogliari chirurgicamenti isolati dal meristema apicale del germoglio. *Delpinoa,* n. s., *3,* 1-12.

PFIRSCH (E.), 1962. — Recherches sur le conditionnement plagiotropique chez quelques plantes à stolons. *Thèse,* Univ. Strasbourg.

ROUX (J.), 1968. — Sur le comportement des axes aériens chez quelques plantes à rameaux végétatifs polymorphes; le concept de rameaux plagiotropes. *Ann. Sci. nat., Bot.,* (12e s.), *9,* 109-255.

SOMA (K.), 1958. — Morphogenesis in the shoot apex of *Euphorbia lathyris* L. *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo,* sect. III (4-6), 99-257. — 1966. On the shoot apices of *Dicranopteris dichotoma* and *Diplopterygium glaucum. Bot. Mag. Tokyo, 79,* 457-466.

SCHWARTZ (H.) et SCHWARTZ (W.), 1928. — Beiträge zur Biologie des plagiotropen sprosse. *Flora, 123,* 21-29.

SNOW (M.) et SNOW (R.), 1955. — Regulation of sizes of leaf primordia by growing-point of stem apex. *Proceed. Roy. Soc. B., 144,* 222-229.

STEEVES (T. A.), 1961. — A study of the developmental potentialities of excised leaf primordia in sterile culture. *Phytomorphology, 11,* 346-359.

WARDLAW (C. W.), 1943 *a.* — Experimental and analytical studies of Pteridophytes. I. Preliminary observations on the development of Buds on the rhizome of the Ostrich Fern (*Matteuccia struthiopteris* Tod.). *Ann. Bot.,* n. s., 7 (26), 171-184. — 1943 *b.* Experimental and analytical studies of Pteridophytes. II. Experimental observations on Bud development in *Onoclea sensibilis* and in species of *Dryopteris. Ann. Bot.,* n. s., *7,* 357. — 1950. Experimental and analytical studies of Pterydophytes. XVI. The induction of leaves and buds in *Dryopteris aristata* Druce. *Ann. Bot.,* n. s., *14,* 435-455. — 1952. Phylogeny and morphogenesis. *MacMillan and Co.,* édit., London.

WEBSTER (B. D.) et STEEVES (T. A.), 1958. — Morphogenesis in *Pteridium aquilinum* (L.) Kühn. General morphology and growth habit. *Phytomorphology, 8,* 30-41.

WILCOX (H.), 1954. — Primary organization of active and dormant roots of noble fir, *Abies procera. Amer. J. Bot., 41,* 812-821. — 1962. Growth studies of the root incense cedar, *Libocedrus decurrens.* I. The origin and development of primary tissues. *Amer. J. Bot., 49,* 221-245.

WILLIAMS (S.), 1931. — An analysis of the vegetative organs of *Selaginella grandis* Moore. *Trans. Roy. Soc. Edinb., 52,* 1-24.

Le Directeur de la Publication : J. TALAMON.

Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction par tous procédés, réservés pour tous pays.

La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite » (alinéa 1er de l'article 40).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.

© 1973, *Masson et Cie, Paris.*

Imprimé par Soulisse et Cassegrain, à Niort (France), 1974.
Dépôt légal : 1er trim. 1974. N° d'ordre : 1231.
Masson et Cie, Edit., Paris. Dépôt légal : 1er trim. 1974. N° d'ordre : 4694.

(Printed in France.)